А К А Д Е М И Я Н А У К С С С Р
ВСЕСОЮЗНОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 53

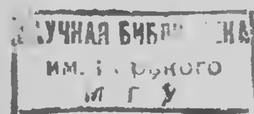
5

МАЙ



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

ЛЕНИНГРАД 1968



УДК 581.14 : 635.974.23

И. М. Филиппенко

О ТАК НАЗЫВАЕМОЙ СТАДИЙНОЙ РАЗНОКАЧЕСТВЕННОСТИ ТКАНЕЙ

С 4 рисунками

I. M. PHILIPPENKO. ON THE SO-CALLED HETEROGENEITY OF TISSUES WITH RESPECT TO PHYSIOLOGICAL DEVELOPMENTAL PHASE

Долгое время существовало представление о стадийной разнокачественности тканей растительных организмов. Наблюдаемое в природе и в экспериментах неодновременное зацветание нижних и верхних боковых ветвей травянистых растений объяснялось тем, что в базальной части они развиваются из стадийно молодой ткани, а в верхней — из стадийно старой. Автор теории стадийного развития растений Т. Д. Лысенко писал: «По длине стебля клетки ткани могут обладать различными, в смысле стадийности, качествами. Разные участки ткани стебля могут находиться на разных стадиях развития. Ткани нижней части стебля обладают более молодой стадией развития, чем вышележащие участки. Нижняя часть стебля может обладать свойствами стадии яровизации, вышерасположенные участки могут обладать свойствами следующей, световой стадии, и т. д.» (1949, стр. 59—60).

Были предприняты попытки распространить это представление и на многолетние растения. В результате возник ряд гипотез, так или иначе объясняющих наблюдаемые закономерности в индивидуальном развитии многолетников, но ни одна из них впоследствии не получила экспериментального подтверждения.

Некоторые исследователи полагали, что стадии развития у многолетних растений длятся долго и заканчиваются при достижении растениями определенного возраста (Потапенко, 1945; Курындин и др., 1947; Кружилин и Шведская, 1950; Казарян, 1955). После этого они становятся стадийно старыми, вступают в период плодоношения и никакого развития в дальнейшем не претерпевают. Однако селекционерам-плодоводам известно, что первое плодоношение может наступить и раньше (на 3—4-й год), и позже (на 10—15-й год). Его можно ускорить путем кольцевания, прививки, агротехнических мероприятий и т. д. Так что же, и продолжительность стадий — величина столь же непостоянная? Если с наступлением поры плодоношения растение становится стадийно старым, то почему мы можем получать от него новые молодые растения, тоже не плодоносящие ряд лет?

Сторонники другой гипотезы утверждали, будто каждый годичный прирост проходит все стадии развития (Сергеев, 1952; Яблоков, 1952; Гулисашвили, 1954; Витковский, 1958), но это не согласуется с самой теорией стадийного развития, утверждающей необратимость стадийных процессов.

В наших работах в свое время было показано, что многолетние растения приобретают способность к образованию генеративных органов в первый год жизни за сравнительно небольшой промежуток времени (Филиппенко,

1956, 1958). Если они не плодоносят в течение ряда лет, то причина этого не в стадийной неподготовленности тканей, а в отсутствии условий, необходимых для образования органов плодоношения. По данным И. А. Коломийца (1948), решающее значение здесь имеет концентрация питательных веществ, поступающих к точкам роста в период затухания ростовых процессов. Мы предположили, что при этом инициальные клетки верхушечной меристемы проходят какую-то третью стадию развития, непосредственно связанную с дифференциацией генеративных органов. Поскольку различные почки в кроне дерева по-разному снабжаются водой и питательными веществами, нужная концентрация их не создается в одно и то же время во всех точках роста, поэтому одни из них проходят третью стадию развития и тогда начинается дифференциация цветочных почек, а другие продолжают вегетативное развитие (рост). Постоянно возникают также новые точки роста в тканях, не прошедших третью стадию, за счет чего идет нарастание кроны дерева. Поэтому сеянцы, вступившие в пору плодоношения, а также сорта, размножаемые вегетативным способом (черенками, почками), не являются стадийно старыми. С этой точки зрения можно было дать объяснение фактам, которые не объяснялись гипотезами, упоминавшимися выше, но наличие третьей стадии в свою очередь требовало доказательств.

Нас не переставал интересовать вопрос, чем же все-таки отличаются клетки «стадийно старой» ткани от «стадийно молодой», есть ли разница между инициальными клетками верхушечных и нижних почек?

Как справедливо отмечают А. К. Ефейкин и П. С. Смирнов (1966). до сих пор никому не удалось показать различия клеток и тканей, которые характеризовали бы их неодинаковое стадийное состояние. Более того, исследования Ефейкина (1940, 1947, 1957) говорили о том, что разница в сроках зацветания побегов различных ярусов растения зависит не от различий в стадийном состоянии их тканей, а от неодинаковых условий роста этих побегов. Оказалось, что побеги, взятые с нижней части растения и привитые в верхнюю его часть, зацветают одновременно с побегами верхнего яруса, а последние, будучи привиты к нижней части стебля, переходят к цветению одновременно с нижними побегами.

В течение многих лет мы изучали особенности развития виноградной лозы. Объектами исследования служили сеянцы амурского винограда *Vitis amurensis* Rupr., различных сортов европейско-азиатского вида *V. vinifera* L. и некоторых американских видов.

Трудность изучения закономерностей развития многолетних растений состоит в том, что они в обычных условиях довольно поздно вступают в пору плодоношения. Если разные индивидуумы одного и того же вида зацветают на 5-й, а то и на 15-й год, то нет возможности судить о времени, когда они приобретают генеративную готовность. Очевидно, в каждом конкретном случае следует искать морфологические показатели готовности растений к цветению. У винограда такой показатель нами установлен — это усик.

По Дарвину (1941), усики у винограда представляют собой видоизмененные цветоносы. П. А. Баранов (1946) показал, что анатомическое строение зачатков усика и соцветия одинаковое. На основании этого сложилось представление об усике как самостоятельном органе, произошедшем от соцветия. Наличие же всевозможных переходных форм между усиком и соцветием рассматривается как проявление атавизма, как свидетельство того, что усик действительно произошел от соцветия.

В результате многолетних исследований (Филиппенко, 1956, 1958) мы также пришли к выводу, что усик и соцветие у винограда представляют собой по своей природе один и тот же орган, на котором в зависимости от условий питания в начальный период его развития образуются или не образуются цветки, и в связи с чем он выполняет ту или иную функцию (функция прикрепления к опорам — усик, функция плодоношения — двойное соцветие, та и другая функции одновременно — соцветие с усиком). На молодых, еще слабых кустах вместо соцветий образуются усики. Путем удаления точек роста над зачаточными усиками можно вызвать образование на усике большего или меньшего количества цветков. Так были получены цветки на первом усике у сеянцев винограда, что дало основание использовать усик в качестве морфологического показателя генеративной готовности сеянцев в биологических исследованиях.

Мы провели наблюдения за тем, на каком узле образуется усик на боковых побегах у сеянцев винограда. Выяснилось, что чем ниже развивается боковой побег, тем позже на нем появляется усик (на 8—9-м узле) и, наоборот, чем выше побег, тем раньше появляется усик (на 2—3-м узле; рис. 1).

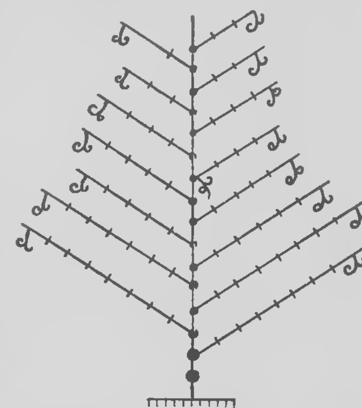


Рис. 1. Схема расположения усиков на основном и боковых побегах у сеянцев винограда.

Эта схема расположения цветоносов на побегах различных ярусов внешне соответствовала представлению о стадийной разнокачественности тканей, о чем и говорилось нами в ряде публикаций.

Однако результаты опытов А. К. Ефейкина, о которых говорилось выше, требовали другого объяснения наблюдаемых фактов. Поэтому мы решили поставить специальный опыт по изучению так называемой стадийной разнокачественности тканей у сеянцев винограда.

В 1962 г. в оранжерее были выращены сеянцы сорта 'Сеянец Маленгра' от свободного опыления. 17 декабря вызревшую часть лозы 10 растений срезали над семядольным узлом и разрезали на 2-глазковые черенки, которые поместили в ящики с песком для окоренения. Для наблюдений за развитием предназначались почки: нулевая (на семядольном узле материнского растения), третья, шестая, девятая и двенадцатая — всего 5 вариантов в 10-кратной повторности (по одной метамерной почке с каждого растения). Все черенки, за исключением двух в 5-м варианте, окоренились.

ТАБЛИЦА 1

Местоположение первого усика на побегах № 1. развившихся из почек разных ярусов первичного побега

Варианты	Число растений	Номер узла с усиком	lim	t	P
1 (0-й узел)	10	8.8±0.3	7—10	—	—
2 (3-й узел)	10	8.1±0.2	7—9	2.05	>0.05
3 (6-й узел)	10	7.3±0.3	6—9	3.41	<0.01
4 (9-й узел)	10	5.8±0.2	5—7	8.57	<0.001
5 (12-й узел)	8	6.1±0.7	4—10	4.03	<0.001

После окоренения черенки высадили в горшки. В начале 1963 г., когда из почек развились побеги (№ 1), был произведен учет местоположения усика (табл. 1).

Наблюдалась та же закономерность, что и на материнском растении: чем ниже на первичном побеге заложилась почка, тем выше на развившемся из нее побеге появлялся усик, и наоборот. Этого следовало ожидать, потому что развившиеся почки сформировались на материнском растении и к моменту черенкования уже имели зачаточные усики на соответствующих узлах. Надо было вызвать развитие побегов на тех же узлах, но из почек, возникших после окоренения черенков. Для этого побеги № 1 срезали у основания. Через некоторое время распустились новые почки, а затем пошли в рост побеги № 2. Теперь расположение усиков было иное (табл. 2; рис. 2).

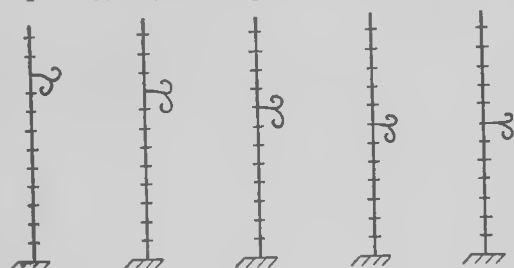
ТАБЛИЦА 2

Местоположение первого усика на побегах № 2, развившихся из вновь сформированных почек

Варианты опыта	Число растений	Номер узла с усиком	lim	t	P
1 (0-й узел)	10	7.9±0.4	6—10	—	—
2 (3-й узел)	10	8.6±0.3	7—10	0.79	>0.05
3 (6-й узел)	10	8.5±0.3	7—10	0.79	>0.05
4 (9-й узел) . . .	10	8.1±0.3	6—9	0.25	>0.05
5 (12-й узел)	8	7.5±0.7	4—10	0.51	>0.05

Независимо от того, с какой части первичного побега — «стадийно молодой» или «стадийно старой» — брали черенки для окоренения, цветоносы во всех 5 вариантах появились на одной и той же высоте (разница между первым и остальными вариантами во всех случаях недостоверна).

Осенью 1963 г. побеги № 2 подрезали на 12 почек с целью проследить, как располагаются цветоносы на побегах по длине лозы. В табл. 3 приведены средние данные учета местоположения усика на побегах, развившихся из 1—12-й почки.



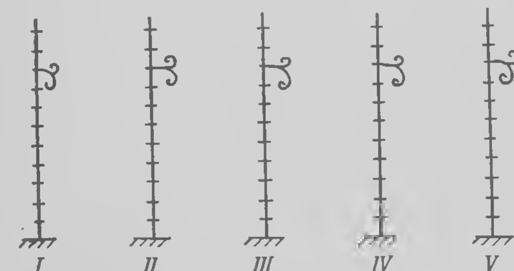


Рис. 2. Схема расположения усиков винограда.

Вверху — усики на побегах, возникших из окорененных черенков первичного побега (0-й, 3-й, 6-й, 12-й узлы), *внизу* — усики на побегах из почек, заложенных после окоренения черенков. Номера черенков (I—V) соответствуют разным ярусам первичного побега.

На каждой лозе независимо от того, из какого узла она выращена, наблюдается все та же закономерность — чем ниже развивается побег, тем выше на нем цветонос, и наоборот. В то же время из любой почки, независимо от местоположения на лозе, может развиться побег с высоким (9—10-й узел) и низким (5—6-й узел) расположением цветоноса, о чем говорят отклонения по отдельным растениям.

После учета весь прирост снова срезали у основания побегов № 2, чем было вызвано развитие на большинстве растений побегов № 3 из исходных узлов. Результаты учета местоположения усиков на этих побегах представлены в табл. 4. Снова не наблюдалось разницы в расположении усиков по вариантам опыта. Правда, в 4-м и 5-м вариантах было по одному растению, где усики располагались на 5-м и 6-м узлах, но эти растения были гораздо слабее других, а на побегах слабых растений, как неоднократно наблюдалось в различных опытах, усики чаще могут появляться на ниже расположенных узлах, чем на побегах сильно растущих растений (в том числе плодоносящих кустов).

Чтобы изменить в какой-то степени условия питания точки роста побегов и повлиять этим на время начала дифференциации цветоноса, в 1964 г. был проведен опыт с удалением части листьев по мере образования их на верхушке побега. В опыте было три варианта: 1-й — удаляли два листа через один; 2-й — удаляли четные листья; 3-й — листья не удаляли (контроль).

ТАБЛИЦА 3

Местоположение усика на побегах, развившихся из 1—12-й почки по длине основного побега № 2

Номера почек побега № 2	1-й вариант (0-й узел)	2-й вариант (3-й узел)	3-й вариант (6-й узел)	4-й вариант (9-й узел)	5-й вариант (12-й узел)
1	7.7±0.5	Не развился	7.0±0.5	Не развился	6.6±0.3
2	7.0±0.5	6.8±0.5	6.8±0.3	6.6±0.5	5.8±0.2
3	7.1±0.2	6.6±0.3	6.9±0.5	6.3±0.3	5.7±0.2
4	6.5±0.3	6.8±0.3	6.5±0.3	6.5±0.4	6.0±0.4
5	6.6±0.4	6.6±0.4	6.2±0.3	6.1±0.3	5.8±0.7
6	6.6±0.2	7.2±0.4	6.8±0.4	6.1±0.3	4.8±0.4
7	6.5±0.5	6.2±0.2	6.6±0.3	6.1±0.2	5.6±0.4
8	5.8±0.3	6.2±0.3	6.1±0.4	6.2±0.3	5.3±0.4
9	5.6±0.2	6.3±0.2	5.4±0.4	6.4±0.4	5.3±0.7
10	Не развился	6.2±0.4	5.5±0.2	6.1±0.3	5.3±0.5
11	» »	Не развился	5.7±0.6	5.8±0.2	Не развился
12	» »	» »	5.4±0.4	5.5±0.5	» »

ТАБЛИЦА 4

Местоположение усиков на побегах № 3, развившихся из исходных узлов

Варианты опыта	Число растений	Номер узла с усиком	lim	t	P
1 (0-й узел)	7	8.4±0.4	7—10	—	—
2 (3-й узел)	7	8.8±0.3	8—10	0.80	>0.05
3 (6-й узел)	5	8.6±0.5	7—10	0.33	>0.05
4 (9-й узел)	6	8.0±0.6	5—9	0.57	>0.05
5 (12-й узел)	7	7.6±0.4	6—9	1.57	>0.05

Для опыта взяли гибридные семена сорта 'Северный×Мускат черный ранний'. По три семени в наклюнувшемся состоянии высеяли в горшки с дерновой почвой, в оранжерее.

В вариантах было по 10 горшков. В 1-м варианте взошло и учитывалось 21 растение, во 2-м — 25, в 3-м — 20 растений.

Все пасынки выламывали по мере появления.

В табл. 5 приведены данные учета появления очередных листьев и первых усиков. Удаление части листьев почти не повлияло на продолжительность формирования новых листьев, но привело к явной задержке появления усиков и отразилось в их местоположении на побеге. Следует отметить, что в вариантах с удалением листьев оставшиеся листья имели более развитую пластинку, что до некоторой степени могло компенсировать уменьшение ассимиляционной поверхности.

Таким образом, опыты показали, что наблюдаемая у сеянцев винограда схема размещения усиков обусловлена не стадийной разнокачественностью тканей, а условиями питания, которые в свою очередь зависят от полярности и корреляции органов растительного организма (Молотковский, 1961; Ефейкин и Смирнов, 1966).

Иногда со стадийной разнокачественностью тканей связывают различия в морфологии листьев, развивающихся по длине побега.

У сеянцев винограда нижние листья слаборазвиты, не рассеченные, мало похожие на верхние (рис. 3). Но если на второй год жизни сеянца срезать первичный побег над семядольным узлом и вызвать развитие из семядольного узла нового побега, то на нем такой разницы в морфологии листьев не будет (рис. 4). В то же время листья на слаборазвитых пасынках этого побега (как в нижней, так и в верхней его части) имеют много общего с листьями нижней части первичного побега (рис. 4). Следовательно, и раз-

ТАБЛИЦА 5

Рост и развитие сеянцев винограда в зависимости от числа удаленных листьев[1]

Варианты опыта	Дата появления всходов	Число растений	Средняя продолжительность (в днях) формирования листьев				Появление усика			t	P
			1-го	5-го	9-го	13-го	дата	число дней появления от всходов	номер узла		
1	3 IV	21	13.0	5.7	3.4	2.3	3 VI	61	9.7 ± 0.2	3.63	<0.001
2	4 IV	25	12.7	6.9	2.7	2.2	2 VI	59	9.3 ± 0.2	2.22	<0.05
3	4 IV	20	13.1	6.8	2.7	2.5	29 V	55	8.5 ± 0.3	—	—

личия в морфологии листьев по длине побега обусловлены не стадийной разнокачественностью тканей, а различиями в условиях питания листьев во время их развития.

Мы писали (Филиппенко, 1956), что плодовые почки у винограда могут образоваться непосредственно на семядольном узле, но полагали, что со-

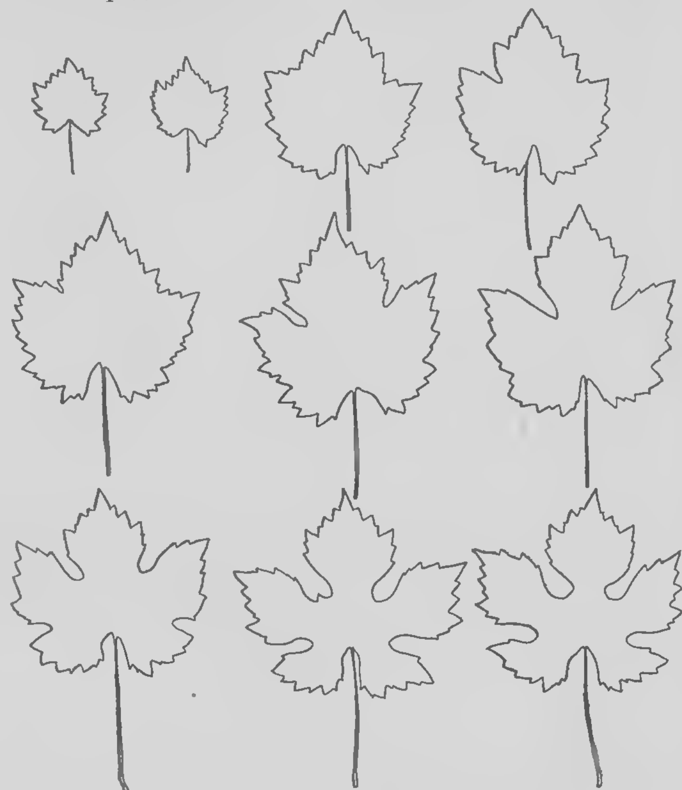


Рис. 3. Морфологические особенности первых 10 листьев на сеянце винограда в первый год жизни.

цветия на побегах из этих почек будут располагаться не на 4—5-м узлах, как обычно у плодоносящих растений, а на 7—9-м узлах, т. е. там, где на этих побегах развиваются усики, — в связи со «стадийной молодостью» нижних тканей основного побега. В действительности оказалось не так.

[1] 1-й вариант — удаляли 2 листа через один; 2-й вариант — удаляли четные листья; 3-й вариант — листья не удаляли (контроль).

В опытах В. С. Кудрявкина часть сеянцев Амурского винограда и сорта 'Северный' на третий год вступила в плодоношение. Особенно обильно цвели растения с функционально-мужским типом цветка. Мы про-

ТАБЛИЦА 6

Местоположение цветоноса на побегах, развившихся из семядольных узлов трехлетних сеянцев винограда

Учтено побегов	Тип цветоноса	Число побегов с цветоносом на узле					
		3-м	4-м	5-м	6-м	7-м	8-м
7	Соцветие	0	1	6	0	0	0
8	Усик	0	1	1	3	2	1

вели учет расположения цветоносов на побегах, развившихся из семядольных узлов; соцветия были на 4-м и 5-м узлах (табл. 6). Такое же местоположение соцветий было и на побегах, развившихся из средней и верхней частей двухлетних лоз на этих же растениях. Правда, в последнем случае

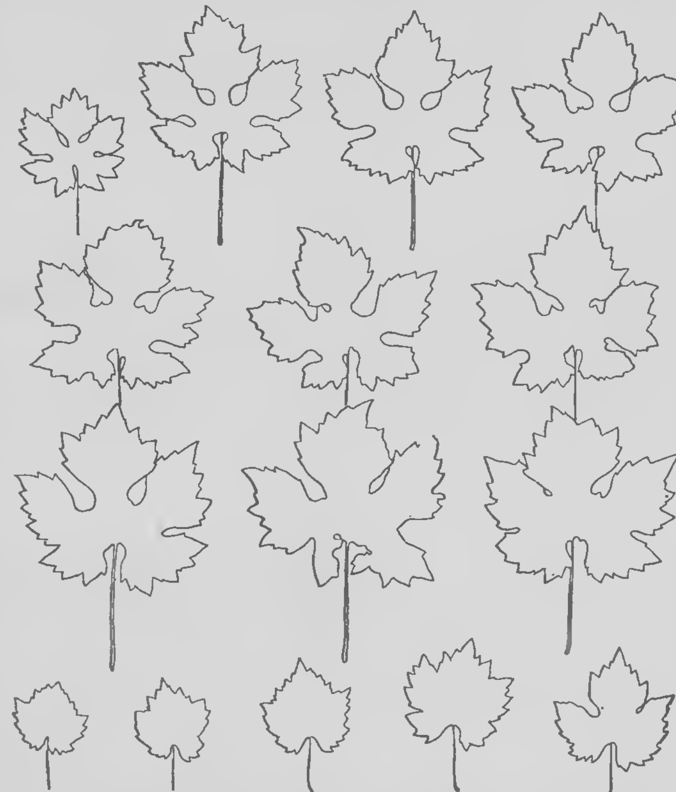


Рис. 4. Морфологические особенности первых 10 листьев на побеге из семядольного узла (того же сеянца, что и на рис. 3) во второй год жизни (верхние три ряда) и листьев на слаборазвитых пасынках этого побега (нижний ряд).

были соцветия и на 2—3-м узлах, но это тогда, когда на одном побеге было несколько соцветий.

Интересно, что усики на побегах, развившихся из семядольного узла, располагались гораздо выше, чем соцветия (хотя и ниже, чем на неплодоносящих сеянцах). Аналогичную разницу в расположении усиков и соцветий можно наблюдать в верхней части сеянца и на любом плодоносящем

кусте винограда, полученном из черенка. Это также говорит о значении условий питания почки в период ее дифференциации. Если поступление питательных веществ слабое, цветонос закладывается позже и на нем не образуются бутоны (разовьется усик), если питание обильное, цветоносы закладываются раньше, их несколько и они дают нормально развитые соцветия. Промежуточные условия питания приводят к образованию переходных форм.

Раньше считали, что сеянцы винограда не плодоносят иногда до 5—7 лет в связи со стадийной неподготовленностью. Теперь многими исследователями доказана способность их плодоносить на второй год после посева семян. В наших опытах сеянцы, привитые в фазе 3—4 листьев на сильную корневую систему в оранжерее, к концу вегетации развивали мощную вегетативную массу (общая длина прироста доходила до 96 м) и на второй год плодоносили. Соцветия закладывались начиная с 7—8-го узла. При помощи прививки за три года выведена ценная форма столового винограда очень раннего срока созревания. Корнесобственное растение (тоже в оранжерее) еще не плодоносило.

Результаты описанных здесь и других наших опытов показали, что у сеянцев винограда не существует стадийной разнокачественности тканей по длине побега, нет и самих стадий в том смысле, как они трактуются теорией стадийного развития. Таким образом, наше предположение о третьей стадии развития в онтогенезе многолетних растений не подтвердилось. Однако это вовсе не значит, что при переходе к дифференциации органов плодоношения в точках роста растений не происходит глубоких качественных изменений. Но какие — это покажут дальнейшие исследования.

Выводы

1. Результаты наших исследований не подтвердили мнения о наличии стадийной разнокачественности тканей у сеянцев винограда.
2. Почки, закладывающиеся в узлах после окоренения черенков, взятых с нижней и верхней части растения, дают побеги с одинаковым местоположением первого цветоноса.
3. Плодовые почки у сеянцев винограда могут закладываться на семядольном узле; местоположение соцветий на развивающихся из них побегах такое же, как в верхней части растения.

ЛИТЕРАТУРА

Баранов П. А. (1946). Строение виноградной лозы. Ампелография СССР, 1. — Витковский В. Л. (1958). К вопросу о ежегодном стадийном развитии цветково-листовых почек у плодовых и ягодных культур. ДАН СССР, 119, 1. — Гулисашвили В. З. (1954). Стадийность в развитии древесных пород. Усп. совр. биолог., 33, 3 (6). — Дарвин Ч. (1941). Лазящие растения. Сочинения, 8. — Ефейкин А. К. (1940). Влияние возраста черенка на развивающееся из него растение и вопрос о необратимом старении меристемы. ДАН СССР, 28, 5. — Ефейкин А. К. (1947). О зависимости развития боковых побегов от их местоположения на главном стебле. ДАН СССР, 46, 6. — Ефейкин А. К. (1957). О роли меристемы в онтогенезе у семенных растений. Бот. журн., 3. — Ефейкин А. К., П. С. Смирнов. (1966). Еще раз о так называемой стадийной разновозрастности тканей и органов растения. Бот журн., 1. — Казарян В. О. (1955). О роли вторичной меристемы в онтогенетическом развитии растений. Изв. АН СССР, сер. биолог., 6. — Коломиец И. А. (1948). Об условиях образования репродуктивных органов у яблони. Агробиология, 2. — Кружилин А. С., З. М. Шведская. (1950). Об индивидуальной роли листьев при прохождении стадий. Агробиология, 5. — Курындин И. И., В. В. Малинковский, А. Н. Веньяминов, И. В. Белохонов. (1947). Плодоводство. — Лысенко Т. Д. (1949). Агробиология, 4-е изд. — Молотковский Г. Х. (1961). Полярность развития растений. — Потапенко Я. И. (1945). К вопросу об управлении развитием плодовых культур. Докл. Всес. совещ. по физиолог. раст., 2. — Сергеев Л. И. (1952). Биологический анализ годичного цикла развития плодовых культур и его значение. Селекц. и семенovод., 5. — Филиппенко И. М. (1956). Агробиологические свойства элитных сеянцев винограда селекции Центральной генетической лаборатории им. И. В. Мичурина и некоторые особенности развития и плодоношения виноградной лозы. Диссерт., Мичуринск. — Филиппенко И. М. (1958). Особенности стадийного развития и плодоношения виноградной лозы. Журн. общ. биолог., 19, 2. — Яблоков А. С. (1952.) Селекция древесных пород.

Центральная генетическая
лаборатория имени И. В. Мичурина,
г. Мичуринск.

(Получено 14 III 1966).

SUMMARY

Grape plants were grown from the cotyledonal, 3rd, 6th, 9th and 12th nodes of seedlings. The appearance of the first tendril, an organ analogous to inflorescence, was adopted as a criterion of the onset of generative maturity.

The results of our experiments do not support the view, according to which the tissues of grape seedlings are heterogenous with respect to developmental physiological phases. In all the variants of the experiment the shoots, that developed from the buds initiated under identical conditions of nutrition, were characterized by the same position of the tendril.

Some cases of formation of fruit buds on the cotyledonal node of three-years-old seedlings were observed. In these cases the inflorescences were situated on the shoots, that developed from these buds, just as low as they were in the upper part of the plant.

УДК 581.132 : 582.035

В. Л. Вознесенский

ОБ УГЛЕКИСЛОТНОМ КОМПЕНСАЦИОННОМ ПУНКТЕ ГАЗООБМЕНА У РАСТЕНИЙ

С 5 рисунками

V. L. VOZNESENSKY. ON THE CARBON-DIOXIDE COMPENSATORY POINTS IN THE GASEOUS EXCHANGE OF PLANTS

Вопрос о взаимоотношении процессов фотосинтеза и дыхания на свету интересует исследователей уже давно. Этот интерес вызван не только методическими задачами (как вычислять величину истинного фотосинтеза на основе измерений газообмена растений), но и теоретическими аспектами проблемы (роль и удельный вес в энергетическом балансе растений окислительного фосфорилирования, взаимосвязи биохимических реакций дыхания и фотосинтеза в ассимилирующих органах растений). В последнее время данная проблема разрабатывается как на целых растениях и их отдельных органах, так и на клеточном, субклеточном и молекулярном уровнях с привлечением точнейших биохимических, радиохимических и физических методов. Однако, несмотря на все усилия исследователей, во взаимоотношениях фотосинтеза и дыхания растений остается еще много неясного.

Одним из возможных путей исследования взаимодействия фотосинтеза и дыхания является изучение газообмена растений. В настоящей работе рассматривается это явление и выясняются условия установления в замкнутой системе с освещаемым ассимилирующим растением минимального уровня концентрации CO_2, который зависит от соотношения интенсивностей одновременно происходящих процессов поглощения и выделения CO_2 (в результате фотосинтеза и дыхания).

Имеется много работ, касающихся вопроса об углекислотном компенсационном пункте. Остановимся только на некоторых из них. Еще в конце прошлого века Блекман (Bleckman, 1895) высказал мысль, что зеленые листья на ярком свету ассимилируют всю углекислоту, которая образуется в дыхании и не успевает улетучиваться из них. По мере развития и усовершенствования техники измерения малых концентраций CO_2 в окружающем растение воздухе углублялись и сведения об его ассимиляции в процессе фотосинтеза, но вместе с тем возникали и большие сложности в объяснении полученных экспериментальных результатов. В 30-х годах В. А. Чесноков и Е. Н. Базырина заметили, что растения, находящиеся в замкнутом пространстве, ассимилируют из окружающего воздуха не всю углекислоту, и объяснили это тем, что имеется некоторая пороговая концентрация CO_2, ниже которой усвоение ее листом растения в процессе фотосинтеза не происходит (Чесноков, Базырина, 1932; Чесноков, 1955). По мнению авторов, эта пороговая концентрация CO_2 для разных растений составляет около 0.01%. Габриэльсен (Gabrielsen, 1948, 1949) на основании своих экспериментов в замкнутой системе и в токе воздуха без CO_2 через камеру с освещаемым листом растения также пришел к выводу о существовании пороговой для начала фотосинтеза концентрации CO_2. В опытах

с *Sambucus nigra* при освещенности в 10 тыс. люкс и концентрации CO_2 выше 0.009±0.0004% происходил фотосинтез, а ниже ее — только дыхание (рис. 1). При исследовании реассимиляции CO_2, выделяемой в процессе дыхания в токе воздуха, автор установил, что при возрастании скорости тока доля реассимилированной углекислоты от выделяющейся в процессе дыхания падает до нуля. Скорость выделения углекислоты из листа на свету в атмосферу без CO_2 в замкнутой системе и при быстром токе воздуха равнялась интенсивности темнового дыхания. На основании своих работ Габриэльсен пришел к выводу, что фотосинтез в зеленой клетке начинается только тогда, когда содержание CO_2 в окружающей среде достигнет определенной величины. Анализируя экспериментальные данные Габриэльсена, можно сказать, что он первый получил полную картину газообмена при низких концентрациях CO_2, однако не смог сделать правильных теоретических выводов.

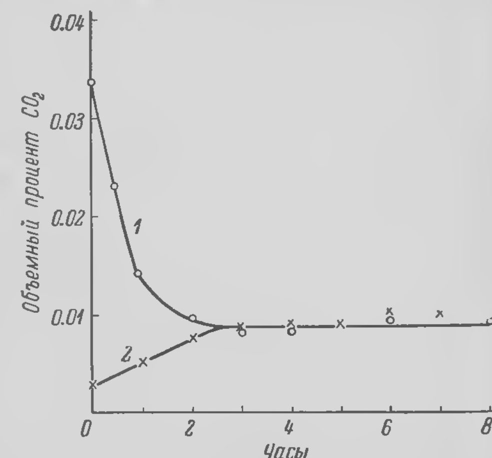


Рис. 1. Изменение концентрации CO_2 в замкнутой камере с освещаемыми листьями *Sambucus nigra* L.

Кривая 1 — при начальной концентрации CO_2 0.033%; *кривая 2* — при начальной концентрации 0.0024%. *На оси абсцисс* — время в часах; *на оси ординат* — концентрация CO_2 в камере в объемных процентах. Площадь листьев 30 см², интенсивность света 10 тыс. люкс (по Gabrielsen, 1948).

В то время когда Габриэльсен, проявив большое искусство экспериментатора, при громадной затрате времени и труда проводил свои исследования, уже появился, но еще не был освоен ботаниками замечательный метод оптико-акустического газового анализа для быстрого непрерывного измерения с большой точностью небольших концентраций CO_2 (Вейнгеров, 1938). Эгле с сотрудниками одни из первых применили созданные на этом принципе инфракрасные газоанализаторы для исследования газообмена растений в замкнутой системе. В результате этих работ (Egle, Ernst, 1949; Egle, 1951; Egle, Schenk, 1951, 1952, 1953) было наиболее четко сформулировано понятие об углекислотном компенсационном пункте и его соотношении со световым компенсационным пунктом. Достаточно просто эти понятия можно уяснить из приводимой авторами (Egle, Schenk, 1952, 1953) схемы, которая воспроизводится нами на рис. 2. До этих работ существовало только одно понятие компенсационного пункта — интенсивность света, при которой из освещаемого ассимилирующего органа растения, находящегося в естественных условиях, не наблюдается ни выделения, ни поглощения CO_2 (что устанавливается по неизменности общей концентрации углекислоты). Авторы включили это определение в более широкое понятие светового компенсационного пункта — интенсивность света, при которой в замкнутой системе с освещаемым растением устанавливается постоянная концентрация CO_2. При этом чем выше инстенсивность света, тем ниже устанавливающаяся концентрация CO_2 в системе. Однако концентрация CO_2 в системе при дальнейшем увеличении света не понижается до нуля, а стабилизируется, достигнув некоторого минимального значения, которое и сохраняется при поддержании температуры и водоснабжения листа на нормальных уровнях. Эта величина минимальной концентрации CO_2, которая устанавливается в замкнутой системе при освещении ассимилирующих органов растения и не изменяется при увеличении света, и была названа углекислотным компенсационным пунктом. Однако, по нашему мнению, целесообразно расширить определение УКП и понимать под ним не только минимальную, но и любую концентрацию CO_2, устанавливающуюся в замкнутой системе с освещаемым расте-

нием при данной интенсивности света. При этом необходимо оставить в силе понятие светового компенсационного пункта для естественных условий произрастания растений, как интенсивности света, при которой не происходит интегрального углекислотного газообмена у растений.

В ходе дальнейших исследований газообмена растений с помощью инфракрасных газоанализаторов различными исследователями было получено множество значений УКП и кривых, подобных той, которую получил Габриэльсен (рис. 1).

В познании сущности процессов, происходящих в замкнутых системах с освещаемыми листьями растений, большую роль сыграли работы с применением радиоактивного углерода C^{14}. Метод C^{14} был применен в ряде лабораторий ранее инфракрасных газоанализаторов. При введении в замкнутую систему с освещаемыми листьями растений $C^{14}O_2$ (не очень большой удельной активности) можно наблюдать, как она вся ассимилируется в процессе фотосинтеза (Заленский, Семихатова, Вознесенский, 1955). На основании этого создалось мнение, что в замкнутой системе вообще не оставалось углекислоты. Однако в дальнейшем при одновременном использовании радиометрического метода (для исследования ассимиляции углекислоты по поглощению $C^{14}O_2$) и инфракрасных газоанализаторов (для измерения общей концентрации CO_2 в системе) было подтверждено, что общая концентрация CO_2 не падает до нуля, а устанавливается на некотором уровне. Эти опыты показали, что хотя в замкнутой системе сохраняется некоторая уже неизменяющаяся концентрация CO_2, фотосинтез не прекращается и происходит постоянное усвоение углекислоты, которое регистрируется по уменьшению содержания $C^{14}O_2$ (если предварительно в атмосферу системы была введена радиоактивная углекислота).

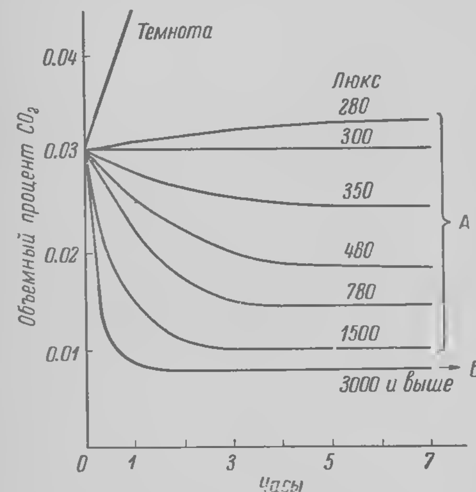


Рис. 2. Временная зависимость концентрации CO_2 в замкнутой системе с *Pellia epiphylla* при различной интенсивности света.

А — световые компенсационные пункты (ограничивающие факторы — свет и концентрация CO_2); *Б* — углекислотный компенсационный пункт (ограничивающий фактор только концентрация CO_2). *На оси абсцисс* — время в часах; *на оси ординат* — концентрация CO_2 в системе в объемных процентах. Поверхность проб 12×16 см², свежий вес 11.75 г; сухой вес 1.43 г, температура 20°, относительная влажность воздуха 100% (по Egle, Schenk, 1953).

Другим плодотворным источником информации о сущности газообмена, происходящего в системах с освещаемыми растениями, послужила масс-спектрометрия. В опытах Брауна с сотрудниками (Brown, 1953; Brown, Weis, 1959; Weis, Brown, 1959) и Озбуна, Воока и Джаксона (Ozbun, Volk, Jackson, 1964), когда в окружающую растение среду вводилась двуокись углерода, имеющая в своем составе изотоп углерода C^{13}, а само растение содержало только изотопы C^{12}, представилась возможность исследовать и выделение из растения $C^{12}O_2$, и поглощение им $C^{13}O_2$. Эти опыты показали, что при освещении растений происходят одновременно и поглощение и выделение углекислого газа.

Таким образом, на основании результатов этих работ стало возможным с полной достоверностью говорить об УКП не как о предельной концентрации CO_2, ниже которой не может осуществляться ее ассимиляция в процессе фотосинтеза, а о том, что УКП представляет собой такой уровень концентрации CO_2, устанавливающийся в замкнутой системе с освещаемыми ассимилирующими органами растений, при котором сохраняется динамическое равновесие скорости выделения CO_2 за счет дыхания и поглощения CO_2 в процессе фотосинтеза.

Проанализируем далее, что же происходит с концентрацией CO_2, если она несколько отличается от УКП. Если в системе в данный момент концентрация CO_2 несколько выше, чем при УКП, то интенсивность фотосинтеза тоже будет больше, чем на уровне УКП. Интенсивность же выделения CO_2 из листа при небольших изменениях ее внешней концентрации практически не изменяется. Поэтому ассимиляция CO_2 будет превышать ее выделение и общая концентрация CO_2 в системе будет падать до тех пор, пока скорости этих процессов не выравняются. Сходный процесс происходит в системе, если в ней первоначально была нулевая концентрация CO_2 или вообще меньше УКП. При этом скорость выделения CO_2 остается неизменной или возрастает (за счет облегчения ее диффузии из листа), а интенсивность фотосинтеза оказывается сниженной за счет уменьшения концентрации CO_2. В атмосфере системы будет происходить накопление CO_2 до тех пор, пока не выравняются скорости выделения и поглощения CO_2 и концентрация CO_2 в системе не достигнет уровня УКП.

Установление определенного уровня концентрации CO_2 в замкнутой системе с освещаемым листом растения можно было бы объяснить и тем, что клеточный сок листьев обладает определенной буферной способностью по отношению к CO_2. Для проверки этого предположения нами были проделаны специальные эксперименты. При их планировании мы исходили из того, что количество клеточного сока в листе ограничено и он не может обладать бесконечной емкостью. Поэтому если УКП определяется буферностью клеточного сока, то в различных по объему замкнутых системах с одним и тем же листом растения будут устанавливаться различные концентрации CO_2, причем тем меньшие, чем больше объем системы. В наших опытах установка, включающая в себя камеру с листом растения (*Rumex crispus* L.) и инфракрасный газоанализатор, была смонтирована так, что имелась возможность включить в газовую магистраль дополнительные сосуды различной емкости. Проведенные опыты показали, что УКП для систем разного объема одинаков (например, в 750 мл и 2040 мл при интенсивности света 2 тыс. люкс получился одинаковым, он оказался равным 0.006% CO_2). Следовательно, не физико-химическая буферность листа растения, а физиологические функции листа — интенсивность выделения CO_2 (в процессе дыхания) и фотосинтеза — определяют наличие углекислотного компенсационного пункта.

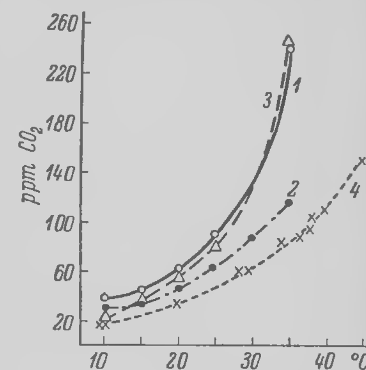


Рис. 3. Зависимость углекислотного компенсационного пункта от температуры в замкнутой системе.

Кривые для листьев кофе (*1*), пеларгония (*2*), лука (*3*) получены при интенсивности света 900 футосвечей (по Heath, Orchard, 1957); *кривая* для листьев табака (*4*) получена при интенсивности света 6 тыс. футосвечей (по Zelitch, 1966б). *На оси абсцисс* — температура (в °С); *на оси ординат* — концентрация CO_2 в системе.

Очевидно, что все факторы, влияющие на дыхание и фотосинтез, будут сказываться и на уровне концентрации CO_2 в системе. К таким факторам относятся не только температура и интенсивность освещения, прямо влияющие на выделение CO_2 из растений и на фотосинтез, но и множество других внутренних и внешних факторов, характеризующих исследуемое растение, его состояние и определяющих окружающую его среду.

При повышении температуры уровень УКП поднимается. Так, Хиис и Орчад (Heath, Orchard, 1957) для листьев кофе, пеларгонии и лука изучили изменение УКП в интервале температур от 10 до 35° (рис. 3). Их результаты показывают, что в этом интервале равновесная концентрация CO_2 в системе, например для листьев кофе, возрастает в 10 раз. Данные по зависимости УКП от температуры имеются также в работе Деккера (Decker, 1959); он приводит углекислотные кривые фотосинтеза для листьев тополя при освещенности в 20 тыс. люкс. Если УКП при 20°

равен примерно 50 *ppm*, то уже при 30° он достигает 70 *ppm*, а при 40° — 110 *ppm* CO_2. Целитч (Zelitch, 1966б) также отмечает, что у большинства высших растений УКП, равный 60 *ppm* CO_2 при 25°, возрастает примерно в два раза при повышении температуры до 35°.

Повышение уровня УКП при увеличении температуры — результат различных по характеру изменений интенсивности дыхания (выделения CO_2) и фотосинтеза в зависимости от температуры. Точного описания характера изменения скорости выделения CO_2 на свету в зависимости от температуры пока привести нельзя, так как прямых измерений этого процесса нет, а имеющиеся косвенные вычисления (Tregunna и др., 1966; Decker, 1959) не выдерживают критики. Поэтому для оценки зависимости скорости выделения CO_2 на свету от температуры (в первом достаточно грубом приближении) можно только воспользоваться зависимостью темнового дыхания от температуры. Как известно, эта зависимость может быть выражена почти прямой линией, поднимающейся с повышением температуры вплоть до температур, вызывающих гибель растений. Зависимость же фотосинтеза от температуры (фотосинтеза, а не суммарного газообмена!) при обычных условиях описывается кривой, имеющей явный максимум, с постепенным подъемом и более резким спадом. Если на основе вышеприведенных рассуждений попытаемся выявить зависимость УКП от температуры, окажется, что низкие температуры должны производить малый эффект, затем, когда фотосинтез в некотором интервале температур достигает максимальных величин, УКП должен возрастать вслед за ростом дыхания, и далее, когда фотосинтез при дальнейшем повышении температуры снижается, УКП должен довольно резко повышаться. Примерно такую зависимость УКП от температуры и можно наблюдать на экспериментально полученных графиках (рис. 3).

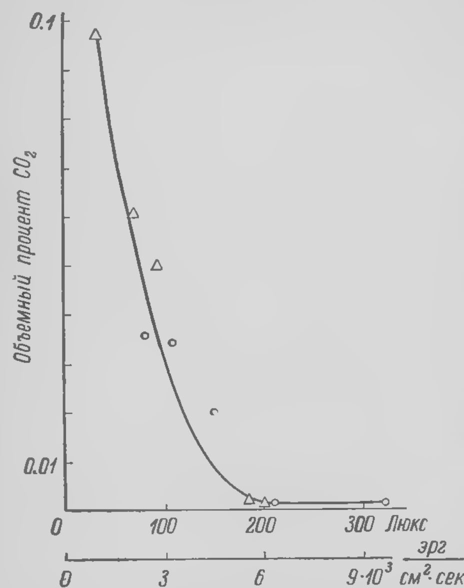


Рис. 4. Положение компенсационного пункта в зависимости от интенсивности света в замкнутой системе с хлореллой.

График построен Лисом (Lieth, 1960) по данным Эгле и Шенка (Egle, Schenk, 1953) для *Chlorella vulgaris* (кружки, абсцисса в люксах) и по данным Бруккера, Урбаха (Brücker, Urbach, 1958) для *Chl. pyrenoidosa* (треугольники, абсцисса в эрг/см² ·сек.). *На оси ординат* — концентрация CO_2 в системе в объемных процентах.

Результаты исследований зависимости углекислотного компенсационного пункта от интенсивности света приводятся в работах Эгле и Шенка (Egle, Schenk, 1953), Бруккера и Урбаха (Brücker, Urbach, 1958), Вознесенского (1964, 1966) и др. Лиис (Lieth, 1960), на основании данных Эгле и Шенка (1953), Бруккера и Урбаха (1958), выразил графическую зависимость компенсационного пункта от интенсивности света для хлореллы (рис. 4). Обращает на себя внимание, что значение УКП достигается при сравнительно низких интенсивностях света порядка 300 люкс и дальнейшее увеличение силы света не приводит к его изменениям. В нашей работе (Вознесенский, 1966) приводится кривая зависимости УКП от интенсивности света для листьев конского щавеля (*Rumex crispus*). Концентрация CO_2 приобретает свое минимальное значение также при низких интенсивностях света — около 500 люкс. При более низких интенсивностях света начинается резкое возрастание устанавливающейся в системе концентрации CO_2.

Зависимость УКП от интенсивности света в основном может быть объяснена характером световой кривой фотосинтеза и возможностью большего перехвата CO_2, генерируемого в процессе дыхания, на фотосинтез при увеличении интенсивности света. Однако точная количественная интерпретация получаемых кривых пока невозможна из-за гетерогенности листовой пластинки, сложности картины поглощения света в листе по его толщине, а также потому, что неизвестно, какая доля дыхательной CO_2 выделяется из листа в окружающую атмосферу в условиях опыта.

Уровень концентрации CO_2 в УКП, как уже отмечалось, в большой степени зависит не только от внешних воздействий на ассимилирующий лист растения, но и от его анатомического строения, физиологического состояния, возраста, соотношения и локализации в листе ассимилирующих и неассимилирующих клеток в листе и различных клеточных органелл. О возможном влиянии специализации клеток, их взаимном расположении и локализации в них ассимилирующих и дыхательных центров на скорость выделения CO_2 писали многие авторы (Krotkov и др., 1958; Заленский, 1961; Nishida, 1962, и др.). Однако прямых количественных экспериментов, подтверждающих эти точки зрения, еще не производилось.

Для оценки влияния нефотосинтезирующих тканей на интенсивность выделения CO_2 на свету из листа растения нами были проделаны модельные опыты, в которых путем затенения части листовой пластинки изменялось соотношение ассимилирующих и неассимилирующих клеток (Вознесенский, 1964). Наблюдения показали, что если УКП конского щавеля при 2 тыс. люкс и температуре 25° равен 6 *ppm* CO_2, то при затенении половины исследуемого листа он достигает 22 *ppm* CO_2, т. е. становится примерно в 3 раза выше. Увеличение концентрации CO_2 на уровне УКП наблюдалось нами (как будет показано далее в табл. 1, опыты 2 и 3) также при исследованиях с суспензией хлореллы, когда создавались условия большего затенения одних клеток другими, т. е. при увеличении плотности суспензии при уменьшении интенсивности освещения. Следовательно, чем больше в исследуемой растительной пробе относительное количество неассимилирующих клеток, тем больше выделяется CO_2 во внешнюю среду и тем выше уровень УКП.

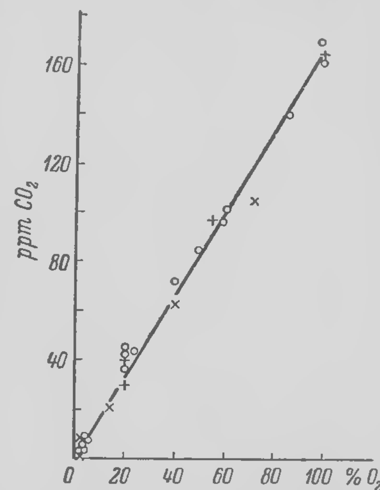


Рис. 5. Влияние концентрации кислорода на уровень углекислотного компенсационного пункта в замкнутой системе с отделенными листьями кукурузы.

о, +, *x* — различные пробы листьев. *На оси абсцисс* — концентрация кислорода в системе; *на оси ординат* — концентрация CO_2 в *ppm* (по Forrester и др., 1966а).

В последнее время в связи с развитием исследований влияния кислорода на фотосинтез растений были произведены эксперименты, в которых изучалась зависимость уровня УКП от концентрации O_2 (Forrester и др., 1966а). Оказалось (рис. 5), что при возрастании концентрации кислорода вплоть до 100% в системе с листом сои пропорционально растет и концентрация CO_2 в УКП. Авторы объясняют это явление стимуляцией дыхания на свету, отличающегося по своей природе от темнового дыхания, а также прямым ингибированием фотосинтеза повышенными концентрациями кислорода. Однако величины этих процессов они не определяли в опыте, а вычислили косвенным путем.

Необходимо отметить, что количественное определение интенсивности выделения CO_2 (и поглощения кислорода) ассимилирующим листом растения связано пока с непреодолимыми трудностями и до сих пор не описано прямых методов измерения этого процесса (кроме масс-спектрометрии). Эти трудности связаны с тем, что на свету у поверхности листа растения возникают два противоположных потока углекислого газа (и кислорода), обусловленных фотосинтезом и дыханием; молекулы CO_2, участвующие в этих процессах, лишены какой-либо специфичности. Самый

совершенный способ исследования дыхания в экспериментальных условиях на свету — это применение масс-спектрометров, однако и здесь, по-видимому, возникают осложнения, так как опубликованных работ с применением этого метода очень мало, да к тому же в них встречаются данные, полученные в результате ошибочных вычислений (Brown, Weis, 1959).

При исследовании уровня УКП с листом высшего растения возникают еще сложности в интерпретации влияния условий освещения на выделение CO_2 из ассимилирующих и неассимилирующих клеток. Для некоторого упрощения исследуемой системы мы поставили серию опытов с хлореллой *Chlorella pyrenoidosa* Chik.

Клетки хлореллы предварительно несколько раз промывались дистиллированной водой и центрифугировались. Сами измерения также проводились в дистиллированной воде, чтобы устранить возможность связывания (ретенции) питательной средой CO_2, выделяемой хлореллой в процессе дыхания. Плоский сосудик (толщиной 1 см) из органического стекла с 40 мл суспензии помещали в термостатируемую ванну с водой, освещали обычной электрической лампой и через него и газоанализатор ОА-2210 продували по замкнутой системе воздух. Газоанализатор мог работать как при нормальной для него чувствительности, так и при увеличенной в 10 раз, когда вся шкала его соответствовала 0.005% CO_2, или 50 *ppм* CO_2, а цена одного деления была 0.5 *ppм* CO_2. Объем всей газовой системы равнялся 180 мл.

Измерение малых концентраций CO_2, устанавливающихся в УКП, и особенно определение отсутствия CO_2 в системе, является достаточно сложным и ответственным моментом в экспериментах. В работе на это обращалось особое внимание и были разработаны специальные приемы. Одним из необходимых условий проведения таких измерений является возможность проверки положения нулевой концентрации CO_2 на шкале самописца. С этой целью при измерениях использовалась уже ранее опубликованная (Вознесенский, 1966) схема соединения всех частей прибора, в которой при помощи тройных кранов можно было включить в газовую магистраль трубку с натронной известью. При подключении этой трубки к системе газоанализатора и камеры с хлореллой происходит полное поглощение CO_2, а при ее отключении (если на свету происходит выделение CO_2 из ассимилирующих клеток) в газовом объеме всего прибора начинает накапливаться CO_2. Если же выделения CO_2 нет, то нулевой уровень ее концентрации в системе будет сохраняться. Только в тех случаях, когда при нескольких повторных включениях и выключениях поглотителя (каждый раз с записью на ленте в течение 5—10 минут, что вполне достаточно для регистрации появления малейших количеств CO_2) концентрация CO_2 в системе оставалась равной нулю (т. е. когда линия записи самописца оставалась совершенно прямой), мы оценивали УКП как нулевую концентрацию CO_2.

Физиологическое состояние хлореллы в течение опыта проверялось по интенсивности темнового дыхания, которое начиналось сразу после затенения сосуда, и по способности хлореллы к фотосинтезу при концентрациях CO_2 выше компенсационного пункта. Во всех проведенных опытах и темновое дыхание и фотосинтез были вполне нормальными.

В ряде экспериментов нами проверялась стабильность уровня УПК, устанавливающегося в данных условиях опыта. Оказалось, что в некоторых случаях, зависящих, по-видимому, от физиологического состояния хлореллы, устойчивое динамическое равновесие концентрации CO_2 в системе устанавливалось постепенно. Так, в опытах, когда хлорелла бралась для эксперимента (температура 36°, интенсивность освещения 0.07 кал/см^2·мин., плотность суспензии 800 млн/мл) сразу после 12—15-часового затенения, уровень концентрации CO_2 в системе сперва устанавливался на 220—300 *ppм*, а потом постепенно снижался до 3—7 *ppм*. При этом весь процесс адаптации водорослей к внешним условиям занимал от 1.5 до 2.5 часов. Опыты производили при различных плотностях суспензии, интенсивностях освещения и температурах.

Результаты исследований устанавливающейся в системе концентрации CO_2 представлены в табл. 1. Как видно, в нескольких опытах концентрация CO_2 на уровне УКП равнялась нулю (опыты 1, 5, 6, 7). Суспензия хлореллы в этих опытах или находилась при относительно высокой интенсивности света, или была сравнительно небольшой плотности, т. е. все клетки хлореллы получали свет достаточной интенсивности и не затеняли друг друга. Однако необходимо отметить, что не всегда при хороших условиях освещения всех клеток в суспензии CO_2 отсутствовала в системе.

В результате проведенных опытов можно утверждать, что при некоторых благоприятных условиях (в основном освещения) из суспензии хлореллы не происходит выделения углекислого газа. При менее благоприятных условиях освещения в системе с суспензией хлореллы устанавливаются определенные уровни концентрации CO_2, при том тем более высокие, чем ниже интенсивность света. Наши данные в целом подтверждаются выводами из более ранней работы Бруккера и Урбаха (1958). Минимальная величина УКП, полученная этими авторами при интенсивности света 0.01 кал см^2·мин., равнялась 10 *ppм* CO_2. По-видимому, малая освещенность в условиях опытов не позволила получить им меньшие величины УКП для хлореллы.

В последнее время стали появляться сообщения о том, что и в экспериментах с листьями кукурузы получены величины УКП, близкие к нулю

ТАБЛИЦА 1

Уровень устанавливающейся концентрации CO_2 (УКП) в системе с суспензией хлореллы при различных условиях опыта

Номера опытов	Интенсивность света в кал. см^2 × × мин.	Температура в °C	Плотность суспензии в млн/мл	Концентрация CO_2 на уровне УКП в *ppм*
1	0.07	20	100	0
	0.03	16	100	0.5
	0.07	17	100	0.5
2	0.14	25	1200	0.5
	0.07	25	1200	1.0
	0.05	25	1200	7.0
3	0.07	26	1300	6.0
	0.07	26	330	3.0
	0.07	26	80	1.0
	0.07	26	20	1.0
	0.07	26	5	1.0
4	0.07	25	450	2.5
	0.07	25	110	0.5
5	0.14	22	450	0
	0.14	22	110	0
	0.14	22	30	0
6	0.07	36	200	0
7	0.14	25	1000	0
	0.07	25	1000	0.5

(Moss, 1962; Zelitch, 1966б) и равные нулю (El-Sharkawy, Hesketh, 1965; Forrester и др., 1966б). Авторы указывают, что работа производилась с молодыми растениями. Мы также повторили опыты с растениями кукурузы.

Растения выращивались на питательном растворе в лабораторных условиях при освещении ртутно-люминесцентной лампой. Отделенные листья кукурузы помещали между двумя сетками в плоской камере, изготовленной из красной меди и органического стекла (14×10×1 см). В опыт брали вполне развитые и развернувшиеся листья 14—20-дневных растений. Для термостатирования камера погружалась в сосуд с водой, соединенный с ультратермостатом. Черешки листьев снабжались водой через смоченную фильтровальную бумагу. Остальная часть установки была та же, что и в наших предыдущих опытах с хлореллой. Объем системы равнялся 260 мл.

Результаты проведенных опытов представлены в табл. 2.

Ни в одном случае мы не смогли достоверно отметить отсутствие CO_2 в системе с освещаемыми листьями кукурузы. В то же время уровень устанавливающейся концентрации CO_2 даже при достаточно малых величинах освещенности был равен 0.5—1 *ppм* CO_2, а во многих случаях меньше. Однако определить концентрацию CO_2 порядка нескольких десятых *ppм* на используемом приборе нельзя — для этого необходимо увеличить его чувствительность еще по крайней мере в 10 раз. Это представляет значительные трудности, особенно связанные с необходимостью поддержания

стабильности нулевого показания прибора и создания газопроводов, совершенно не сорбирующих CO_2.

Различие в результатах, полученных на высших растениях и одноклеточных водорослях, можно объяснить на основе уже имеющихся в литературе предположений (Krotkov и др., 1958; Заленский, 1961; Nishida, 1962; Forrester и др., 1966а; Вознесенский, 1966, и др.); возможно, что основную роль здесь играет наличие неассимилирующих тканей в листьях высших растений, в то время как в суспензии хлореллы все клетки являются ассимилирующими. В освещаемом листе растения, даже если он обладает потенциально очень высокой интенсивностью фото-

ТАБЛИЦА 2

Уровень устанавливающейся концентрации CO_2 (УКП) в системе с листьями кукурузы и гороха при различных условиях опытов

Номера опытов	Интенсивность света в тыс. люкс	Температура в °C	Концентрация CO_2 в *ppm* CO_2
	Кукуруза		
1	4	25	<0.5
2	4	25	1.0
	3	25	2.0
	2	25	3.5
3	2	25	1.0
	1	25	1.0
	0.5	25	0.5
4	4	20	1.0
	0.6	20	1.0
5	1.5	25	1.0
	6	25	1.0
	10	25	0.5
	1.5	25	0.5
	0.5	25	1.0
6	10	40	0.5
	10	25	<0.5
	5	25	<0.5
	1	25	<0.5
	0.5	25	0.5
	0.4	25	7.0
7	1	20	<0.5
	0.5	20	<0.5
	0.4	20	<0.5
	0.4	20	0.5
	0.3	20	0.5
8	1	26	0.5
	10	26	0.5
	0.4	26	0.5
	0.3	26	0.5
	0.4	25	0.5
	0.3	25	0.5
	0.2	25	1.0
9	1	25	1.0
	5	25	1.0
10	5	25	1.5
	10	25	1.0
	1	25	1.5
	0.5	25	1.5
	0.4	25	1.5
11	1	25	0.5
	Горох		
	4	22	30.0

синтеза, некоторая часть углекислоты дыхания гетеротрофных клеток может быть не реассимилирована и выделится в атмосферу. Именно это количество углекислоты и не позволяет уровню УКП снизиться до нулевого значения.

Из исследованных высших растений только у кукурузы и сахарного тростника (Moss, 1962; El-Sharkawy, Hesketh, 1965; Zelitch, 1966б; Forrester и др., 1966б), т. е. только у растений, имеющих высокую интенсивность фотосинтеза, концентрация CO_2 в УКП опускается до нескольких единиц *ppm* CO_2 (а по данным некоторых из этих авторов и до нуля). У всех остальных изученных растений УКП составляет несколько десятков *ppm* CO_2. Это очень интересный факт, требующий дальнейших исследований и разъяснений. Для этого, по-видимому, нужны совместные усилия физиологов и анатомов, которые прежде всего должны выяснить соотношение ассимилирующих и неассимилирующих клеток в исследуемых листьях и их расположение относительно газовых полостей внутри листа.

Изложенное объяснение результатов опытов с хлореллой и высшими растениями является самым простым. При более пристальном рассмотрении происходящих процессов возникает целый ряд вопросов, на которые в настоящее время еще нет твердых ответов: 1) как отмечалось выше, у хлореллы на свету при благоприятных условиях освещения всех ее клеток нет выделения CO_2 во внешнюю среду. Означает ли это, что прекращается дыхание или вся генерируемая углекислота реассимилируется в процессе фотосинтеза? 2) если углекислота дыхания полностью реассимилируется, то где происходит ее перехват — в самой клетке или после выхода ее из клетки? 3) в последнее время появились данные (Воскресенская, 1961, 1965; Hoch и др., 1963; Zelitch, 1966а, и др.) об увеличении поглощения кислорода ассимилирующими растениями с возрастанием интенсивности их освещения, а также о наличии светового дыхания, отличающегося по своей природе от темнового дыхания. Имеют ли эти вопросы отношение к выделению CO_2 растениями на свету? Попытаемся на основании литературных данных и некоторых собственных представлений ответить на поставленные вопросы.

Выделение CO_2 из ассимилирующих клеток может быть обусловлено функционированием нескольких химических циклов (например, циклами трикарбоновых кислот, гликолатным и пентозофосфатным). С энергетической точки зрения, процесс дыхания может оцениваться по эффективности окислительного фосфорилирования. Однако отсутствие окислительного фосфорилирования еще не свидетельствует о невозможности выделения CO_2, которое в этих случаях может осуществляться пентозофосфатным путем. Наличие же окислительного фосфорилирования обязательно будет приводить к выделению CO_2 в процессе дыхания.

Имеется ряд работ (Simonis, 1964; Urbach, Simonis, 1964; Heber, Santarius, 1964; Heber и др., 1964; Pedersen и др., 1966), в которых показано подавление на свету окислительного фосфорилирования. Однако на основании вышесказанного только по результатам этих работ нельзя судить о том, прекращается ли на свету процесс генерации CO_2 в ассимилирующих клетках.

В других работах (Clayton, 1955; Мосолова, Сисакян, 1964; Marsh и др., 1964, 1965, и др.) авторы приходят к выводу, что на свету фотосинтезирующие бактерии и более высоко организованные растения при естественном содержании в воздухе углекислого газа и кислорода осуществляют метаболизм как дыхательный, так и фотосинтетический. Показательна в этом отношении работа Марша (Marsh и др., 1965), в которой исследовалась последовательность реакций в цикле трикарбоновых кислот в растениях на свету. Для этого была проведена очень большая, кропотливая работа по выделению на смолах чистых веществ, их деградации и определению удельных радиоактивностей отдельных групп атомов. На основании этих опытов авторы пришли к заключению, что у *Scenedesmus* цикл трикарбоновых кислот функционирует и на свету и в темноте и что этот цикл представляет основной путь окисления метаболитов. Однако, несмотря на большую тщательность выполненной работы, интерпретация полученных результатов сильно осложняется в связи с полученными в последнее время данными о возможности обратного потока электронов на свету. На основании этого вполне можно представить работу цикла Кребса в обратном направлении. Точка зрения авторов может быть полностью подтверждена только в результате исследования изменений удельных радиоактивностей последовательно образующихся веществ — «предшественников» и «продуктов» в цикле.

И. М. Мосолова и Н. М. Сисакян (1964) на митохондриях, выделенных из зеленого гороха, показали, что свет не влияет на окисление сукцината митохондриями. В их опытах также не обнаруживалось на свету ни замедления, ни усиления поглощения кислорода, и коэффициент P/O не снижался. На основании этих данных авторы пришли к выводу, что окислительное фосфорилирование не зависит от света.

В итоге этого очень краткого разбора литературных данных (учитывая также то, что не существует специфических веществ, участвующих только в дыхании или только в фотосинтезе) мы думаем, что нет веских оснований отрицать генерацию CO_2 на свету в процессе дыхания ассимилирующих клеток.

Вопрос о возможности перехвата на фотосинтез CO_2, выделяющейся в процессе дыхания из ассимилирующих тканей и клеток, достаточно подробно разбирался нами ранее (Вознесенский, 1966). В этой работе приведены следующие факты. Интенсивность выделения CO_2 из освещаемого листа растения в протекающий около него воздух без CO_2 при возрастании его скорости течения достигает интенсивности темнового дыхания (Быков, 1962). Выделение радиоактивной углекислоты из листьев растений и суспензий водорослей, предварительно ассимилировавших $C^{14}O_2$ и находящихся на свету, значительно меньше, чем в темноте (Nishida, 1962; Филиппова, 1963, и др.). Скорость выделения CO_2 из освещаемых растений в атмосферу без CO_2 больше или равна интенсивности темнового дыхания этих растений (Decker, 1957, 1959; Вознесенский, 1964, 1966). Опыты показали, что зависимость интенсивности газообмена (фотосинтеза и выделения CO_2) листьев растений от их освещенности при концентрациях CO_2 на уровне УКП выражается кривой с насыщением; при небольшой освещенности (высокой концентрации CO_2 в УКП) интенсивность внешнего газообмена мала, при увеличении же освещенности (уменьшении уровня УКП) интенсивность газообмена возрастает и постепенно выходит на плато (Вознесенский, 1966). По нашему мнению, все эти факты могут найти объяснение только при предположении, что перехват углекислоты, выделяемой в процессе дыхания, в основном происходит не внутри клеток, а при ее выходе на поверхность клеток (межклетников листа), и что на поверхности клеток (а возможно и листа) имеются места преимущественного поглощения и выделения газов.

Сама возможность выделения на свету из ассимилирующих листьев растений углекислого газа сейчас ни у кого уже не вызывает сомнения. Однако относительно происхождения этой углекислоты имеются различные мнения. Как мы уже отмечали, некоторые исследователи подтверждают функционирование обычного цикла Кребса на свету. Другие же, особенно в последнее время (Fock и др., 1964; Воскресенская, 1965; Moss, 1966; Zelitch, 1966a, и др.), высказывают мнение и экспериментально подтверждают, что на свету в ассимилирующих клетках растений происходит ряд химических реакций, связанных с гликолевой кислотой, принципиально отличающихся от темновых реакций дыхания, в результате которых выделяется CO_2 и поглощается кислород. Основные факты, свидетельствующие в пользу последней точки зрения, таковы. Выделение CO_2 на свету в значительной степени зависит от концентрации кислорода во внешней среде, а темновое дыхание в широких пределах концентрации кислорода остается постоянным. Фотодыхание может быть подавлено введением в ткань ингибитора гликолатной оксидазы, а скорость темнового выделения CO_2 при этом не меняется. В освещаемых растениях увеличивается количество гликолевой кислоты.

По-видимому, следует принять, что на свету за выделение CO_2 и поглощение O_2 в ассимилирующих клетках ответствен не один какой-то путь внутреннего метаболизма, а несколько возможных путей, по-разному реагирующих на изменение внешних условий. Кроме того, некоторая доля выделения CO_2 и поглощения O_2 ассимилирующими листьями растений на свету может быть объяснена процессом дыхания гетеротрофных клеток.

Выводы

1. Уровень УКП, т. е. концентрация CO_2, устанавливающаяся в замкнутой системе с освещаемыми ассимилирующими органами растений в результате динамического равновесия интенсивностей фотосинтеза и выделения CO_2 из растений, определяется зависимостью каждого из этих процессов от внешних условий (интенсивности света, температуры и т. д.), специфичности организации и физиологического состояния листа данного растения.

2. Установлено, что концентрация углекислого газа (уровень УКП) в замкнутой системе с освещаемой суспензией хлореллы при благоприятных условиях может снижаться до нуля.

3. В наших опытах с молодыми листьями кукурузы уровень УКП был близок к нулю, но не равен ему.

4. По исследованиям УКП различных растений нельзя судить о том, функционирует ли нормально или подавлено на свету дыхание.

5. Процесс ассимиляции CO_2 освещаемыми зелеными клетками не прекращается вплоть до нулевых значений ее концентрации, т. е. для фотосинтеза не существует начальной пороговой концентрации CO_2.

ЛИТЕРАТУРА

Быков О. Д. (1962). К анализу кинетики газообмена растений на свету. Экспериментальная часть. Физиолог. раст., 9, 4 : 408—414. — Вейнгеров М. Л. (1938). Новый метод газового анализа, основанный на оптико-акустическом явлении Тиндаля-Рентгена. ДАН СССР, 19, 9 : 687—688. — Вознесенский В. Л. (1964). Исследование углекислотных кривых газообмена растений в области низких концентраций CO_2. Физиолог. раст., 11,6 : 974—977. — Вознесенский В. Л. (1966). К вопросу о газообмене растений. Физиолог. раст., 13, 2 : 216—225. — Воскресенская Н. П. (1961). Зависимость поглощения кислорода зелеными и незелеными листьями от интенсивности и спектрального состава света. В сб.: Физиология древесных растений. М. — Воскресенская Н. П. (1965). Фотосинтез и спектральный состав света. — Заленский О. В. (1961). Исследование связи между дыханием и фотосинтезом листьев растений. Изв. АН СССР, сер. биолог., 2 : 202—212. — Заленский О. В., О. А. Семихатова и В. Л. Вознесенский. (1955). Методы применения радиоактивного углерода C^{14} для изучения фотосинтеза. — Мосолова И. М., Н. М. Сисакян. (1964). О действии света на окисление сукцината митохондриями зеленого и этиолированного гороха. ДАН СССР, 156 : 702. — Филиппова Л. А. (1963). Исследование дыхания листьев на свету при помощи меченой углекислоты. Тр. БИН АН СССР, сер. IV, Эксперимент. бот., 16 : 165—177. — Чесноков В. А. (1955). О влиянии концентрации CO_2 на фотосинтез и урожай. Тр. Инст. физиолог. раст. АН СССР, X : 81—90. — Чесноков В. и Е. Базырина. (1932). Внешняя среда и фотосинтез. Тр. Петергофск. биолог. инст., 9 : 28—58. — Blackman F. F. (1895). Experimental researches on vegetable assimilation and respiration. Phil. Trans. Roy. Soc. London, B., 186 : 485—562. — Brown A. H. (1953). The effects of light on respiration using isotopically enriched O_2. Amer. Journ. Bot., 40, 8 : 719—729. — Brown A. H. a. D. Weis. (1959). Relation between respiration and photosynthesis in the green alga, *Ankistrodesmus braunii*. Plant Physiol., 34, 3 : 224—234. — Brücker W., W. Urbach. (1958). Zum Kohlensäure Fliessgleichgewicht beim Gaswechsel grüner Pflanzen. Ber Deutsch. Bot. Ges., 71, 8 : 321—336. — Clayton R. K. (1955). Competition between light and dark metabolism in *Rhodospirillum rubrum*. Archiv Microbiol., 22, 2 : 195—203. — Decker J. P. (1957). Further evidence of increased carbon dioxide production accompanying photosynthesis. Journ. Solar Energy Sci. Eng., 1 : 30—33. — Decker J. P. (1959). Comparative responses of carbon dioxide outburst and uptake in tobacco. Plant Physiol., 34, 2 : 100—102. — Egle K. (1951). Photosynthese bei geringen CO_2-Partialdrucken. Naturwiss., 38 : 350. — Egle K. u. A. Ernst. (1949). Die Verwendung des Ultrarotabsorbtionsschreibers für die vollautomatische und fortlaufende CO_2-Analyse bei Assimilations- und Atmungsmessungen an Pflanzen. Zeitschr. Naturforsch., 42, 6 : 351—360. — Egle K. u. W. Schenk. (1951). Die Anwendung des Ultrarotabsorptionsschreibers in der Photosyntheseforschung. Ber. Deutsch. Bot. Ges., 64, 7/8 : 180—196. — Egle K. u. W. Schenk. (1952). Untersuchungen über die Reassimilation der Atmungskohlensäure bei der Photosynthese der Pflanzen. Beitr. Biol. Pflanzen, 29—75. — Egle K. u. W. Schenk. (1953). Der Einfluss der Temperatur auf die Lage des CO_2-Kompensationspunktes. Planta, 43 : 83. — El-Sharkawy M., J. Hesketh. (1965). Photosynthesis among species in relation to characteristics of leaf anatomy and CO_2 diffusion resistances. Crop Sci., 5, 6 : 517—521. — Fock H., H. Schaub, R. Ziegler, K. Egle. (1964). Zum Problem der «Lichtatmung» bei grünen Pflanzen. Die Wirkung des Sauerstoffs auf den CO_2-Gaswechsel während der Licht- und Dunkelphase. Beitr. Biol. Pflanzen, 40, 2; 203—299. — Forrester M. L., G. Krotkov a. C. D. Nelson. (1966a). Effect of oxygen on photosynthesis, photorespiration and respiration in detached leaves. I. Soybean. Plant Physiol., 41, 3 : 422—427. — Forrester M. L., G. Krotkov a. C. D. Nelson. (1966б). Effect of oxygen on photosynthesis, photorespiration and respiration in detached leaves. II. Corn and other monocotyledons. Plant Physiol., 4, 3 : 428—431. — Gabrielsen E. K. (1948). Threshold value of carbon dioxide concentration in photosynthesis by foliage leaves. Nature, 161 : 138. — Gabrielsen E. K. (1949). Photosynthesis in leaves at very low carbon dioxide concentrations. Nature, 163, 4140 : 359. — Heath O. V. S. a. B. Orchard. (1957). Temperature effects on the minimum intercellular space carbon dioxide concentration. Nature, 180 : 180—181. — Heber U. u. K. A. Santa-

rius. (1964). Zur Steuerung von Photosynthese und Atmung in der Blattzelle. Ber. Deutsch. Bot. Ges., 77, 1 : 1—3. — Heber U., K. A. Santarius, W. Urbach u. W. Ullrich. (1964). Photosynthese und Phosphathaushalt. Zeitschr. f. Naturforsch., 19, 7 : 576—587. — Hoch G., O. Owens a. B. Kok. (1963). Photosynthesis and respiration. Arch. Biochem. Biophys., 101 : 171—180. — Krotkov G., V. C. Runeckles a. K. V. Thimann. (1958). Effect of light on the CO_2 absorption and evolution by *Kalanchoe*, wheat and pea leaves. Plant Physiol., 33 : 289—292. — Lieth H. (1960). Über den Lichtkompensationspunkt der Landpflanzen. Planta, 54, 5 : 530—554. — Marsh H. V., J. M. Galmiche, M. Gibbs. (1964). Respiration during photosynthesis. Record Chem. Progr., 25, 4 : 259. — Marsh H. V., J. M. Galmiche, M. Gibbs. (1965). Effect of light on the tricarboxylic acid cycle in *Scenedesmus*. Plant Physiol., 40, 6 : 1013—1022. — Moss D. N. (1962). The limiting carbon dioxide concentration for photosynthesis. Nature, 193, 4815 : 587. — Moss D. N. (1966). Glycolate as a substrate for photorespiration. Plant Physiol., 41, 6 : 1134. — Nishida K. (1962). Studies on the reassimilation of respiratory CO_2 in illuminated leaves. Plant Cell Physiol., 3, 2 : 111—124. — Ozbun J. L., D. J. Volk a. W. A. Jackson. (1964). Effects of light and darkness on gaseous exchange of bean leaves. Plant Physiol., 39, 4 : 523—527. — Pedersen T. A., M. Kirk, J. A. Bassham. (1966). Light-dark transients in levels of intermediate compounds during photosynthesis in air-adapted *Chlorella*. Physiol. Plantarum, 19 : 219—231. — Simonis W. (1964). Untersuchungen zur Photosynthese Phosphorylierung an intacten Algenzellen (*Ankistrodesmus braunii*). Ber. Deutsch. Bot. Ges., 77, Sondernummer : 5—13. — Tregunna E. B., G. Krotkov a. C. D. Nelson. (1966). Effect of oxygen on the rate of photorespiration in detached tobacco leaves. Physiol. Plantarum, 9 : 723—733. — Urbach W. a. W. Simonis. (1964). Inhibitor studies on the photophosphorylation in vivo by unicellular algae (*Ankistrodesmus*) with antimycin A, HOQNO, salicyloldoxime and DCMU. Biochem. a. Biophys. Res. Commun., 17, 1 : 39—45. — Weis D. a. A. H. Brown. (1959). Kinetic relationships between photosynthesis and respiration in the algae flagellate *Ochromonas malhamensis*. Plant Physiol., 34, 3 : 235—239. — Zelitch J. (1966a). Increased rate of photosynthesis in tobacco of 35° by inhibition of glycolate oxidase. Plant Physiol., 41, 6 : 1134. Zelitch J. (1966б). Increased rate of net photosynthetic carbon dioxide uptake caused by the inhibition of glycolate oxidase. Plant physiol., 41, 10 : 1623—1631.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 15 VIII 1967).

УДК 582.739 : 581.4/581.84 : 581.43

А. К. Лучинина

НЕКОТОРЫЕ МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ И АНАТОМИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ СТРОЕНИЯ ПОДЗЕМНЫХ ОРГАНОВ *GLYCYRRHIZA GLABRA* L. И *G. URALENSIS* FISCH.

С 10 рисунками

A. K. LUCHININA. SOME SPECIFIC MORPHOLOGICAL AND STRUCTURAL FEATURES OF SUBTERRANEAN ORGANS OF *GLYCIRRHIZA GLABRA* L. AND *G. URALENSIS* FISCH. (*PAPILIONACEAE*)

В связи с возросшим за последнее время значением солодки как лекарственного и технического растения необходима рациональная эксплуатация естественных зарослей ее и введение в культуру (решение межведомственного координационного совещания по исследованию и использованию солодки в народном хозяйстве СССР, 1964 г.). Для выполнения указанных выше задач важно знать строение и развитие растения, но особенно — строение подземных органов, так как именно они являются сырьевым продуктом для промышленности и медицины.

В литературе не существует единого мнения о строении подземных органов солодки. Считая ее стержнекорневым многолетником, одни исследователи (Ковалев, 1906; Высоцкий, 1915; Усманов, 1953; Атлас лекарственных растений, 1962) приписывают ей особенности корнеотпрыскового растения; другие (Коровин, 1934; Никитин, 1957) отмечают ее способность образовывать как корневые отпрыски, так и корневища; третьи (Казакевич, 1953; Муравьев, 1953; Надеждина, 1965, 1966) характеризуют солодку исключительно как глубококорневищный вид.

Признавая, что солодка не корнеотпрысковое растение, некоторые исследователи утверждают, что ее горизонтальные корневища отходят от вертикального многоглавого корневища, переходящего на некоторой глубине в стержневой корень (Яценко-Хмелевский и Дылевская, 1938; Сосновский, 1938; Боссе, 1941; Круганова, 1955; Гаммерман и др., 1963). Другие же считают, что корневища отходят от корневой шейки (Кербабаев и др., 1966). Существует мнение, что корневища возникают из пазушных почек «головки», представляющей собой совокупность прикорневых почек семядольного узла и погруженных в почву базальных частей надземных побегов, несущих почки возобновления (Надежина, 1965, 1966).

Такие определения, как «головчато-утолщенные верхушки корней» (Муравьев, 1953), «головчатое вздутие» (Сосновский, 1938; Яценко-Хмелевский и Дылевская, 1938), «многоглавое толстое корневище» (Боссе, 1941), «головка» (Надежина, 1965, 1966) употребляются при описаниях этой структуры, характерной для солодки.

Для того чтобы разобраться в строении подземных органов солодки и выяснить природу «многоглавого, головчато-утолщенного образования», мы предприняли анатомическое изучение строения ее подземных органов, начиная с ранних фаз развития растения — с проростка.

Изучались два вида растений — солодка голая *Glycyrrhiza glabra* L. и солодка уральская *G. uralensis* Fish. Скарифицированные семена обоих видов высаживались на грядках ботанического сада Казахского университета (г. Алма-Ата) в 1965 и 1966 гг. Семена были посеяны ручным способом, по 3—4 в лунку, на глубину 3 см и на расстоянии 8—10 см друг от друга, с шириной междурядий 10 см. Проводились систематическая прополка и полив участка. Наблюдения за развитием растений проводились два раза в неделю; измерения делали в среднем на пяти экземплярах. Для изучения строения подземных органов солодки проводилась отмывка

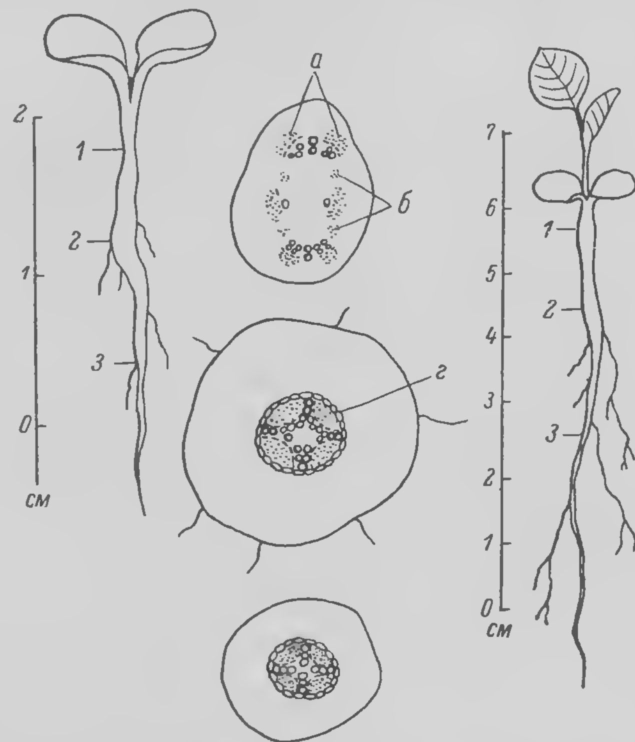


Рис. 1. Строение гипокотиля, корневой шейки и корня проростка солодки и ювенильного растения с одним—пятью листьями.

1 — гипокотиль; *2* — корневая шейка; *3* — корень; *а* — следы семядолей; *б* — следы простых листьев; *в* — следы почек; *г* — эндодерма; *д* — одревесневшая первичная флоэма; *е* — пробковый камбий; *ж* — камбий.

корневых систем и последующая зарисовка их в натуральную величину. Части корневой системы фиксировались для анатомического анализа. Для этого растения выкапывались в фазе проростка (развернутые семядоли), в фазе развития простых и сложных листьев. Проводилась также выкопка двулетних растений и зарисовка их корневой системы. Систематически велись наблюдения за развитием многолетних растений (солодка уральская в предгорьях Заилийского Алатау, около города Алма-Ата, а солодка голая в пойме р. Кара-Су, в окрестностях поселка Илийск, расположенного в 60 км от Алма-Аты).

Микроскопические срезы изготовлялись как с помощью бритвы (от руки), так и с применением замораживающего микротома. Приготовлялись также и постоянные препараты обычным способом. Часть срезов окрашивали сафранином (по Картису) и водным синим, другую — базифуксином с подкраской метиленовой синью. Проводились также реакции на крахмал и одревеснение. Рисунки делали с помощью рисовального аппарата РА-4.

При прорастании семени наблюдается удлинение гипокотиля, вследствие чего зародышевый корешок прорывает кожуру и пленку эндосперма и выступает наружу. Гипокотиль при дальнейшем удлинении выгибается

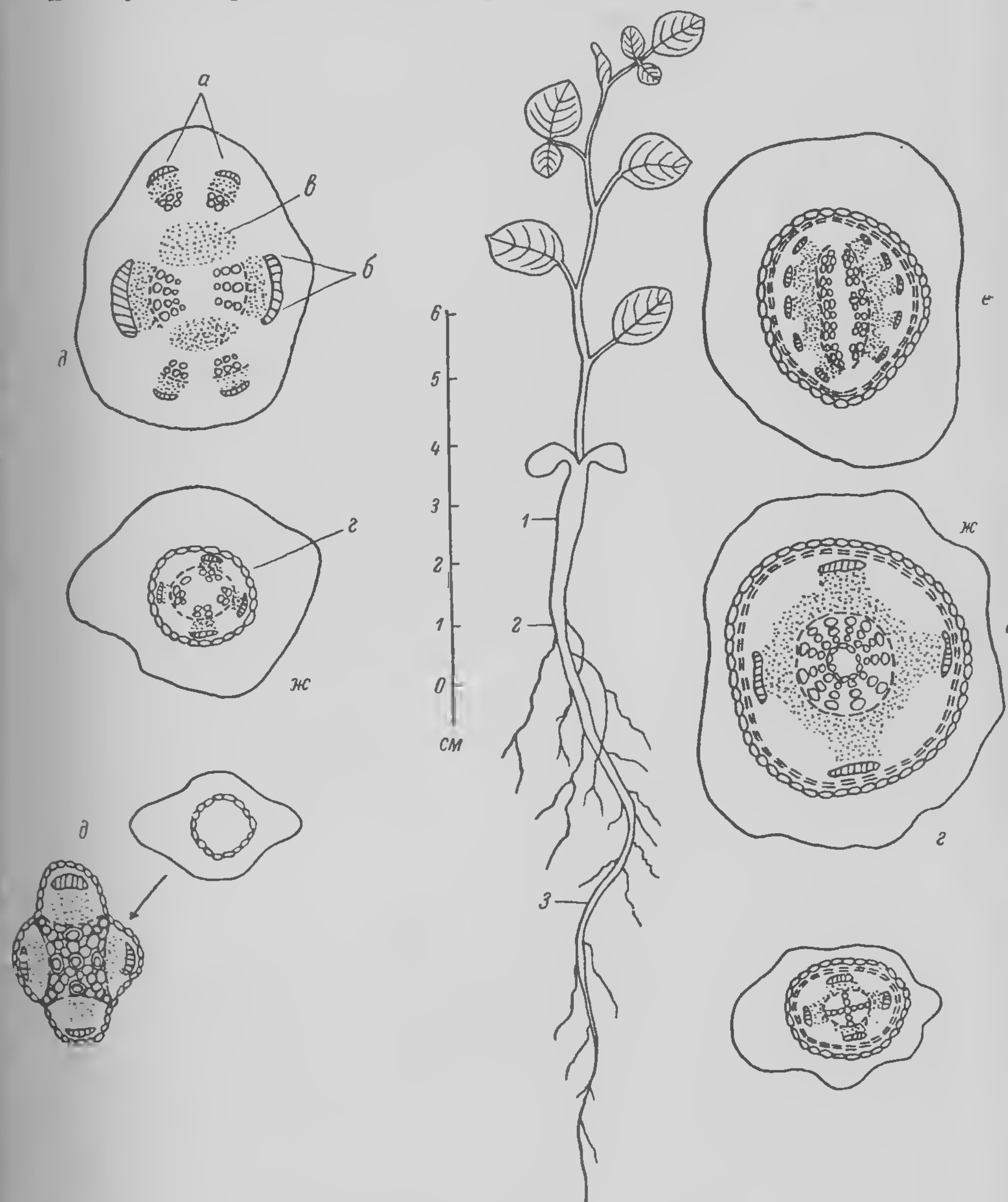


Рис. 1 (*продолжение*).

в верхней части, вынося над поверхностью почвы мясистые семядоли, между которыми находится верхушечная почечка, содержащая два листовых зачатка. В связи с вытягиванием гипокотиля диаметр его на поперечном сечении уменьшается, в результате становится заметна утолщенная корневая шейка, на которой развиваются корневые волоски. В начале прорастания, когда зародышевый корешок еще мал, корневая шейка выполняет функцию всасывающего органа (Василевская, 1959; Кондратьева-Мельвиль, 1963).

Проростки обоих видов солодки в фазе развернутых семядолей находятся около двух недель. За это время происходит дальнейшее удлинение гипокотиля; в пазухах черешков семядолей закладываются семядольные почки; в верхушечной почечке развивается третий листовой зачаток.

Проводящий аппарат гипокотиля, корневой шейки и корня проростка представлен следами средних и боковых жилок семядолей, обусловливающих тетрахную структуру корня. В гипокотиле кроме следов семядолей располагаются следы первых зачаточных листьев, которые на протяжении гипокотиля и отчасти корневой шейки постепенно сливаются с семядольными следами. Последние смыкаются в корневой шейке, образуя кольцо вокруг сердцевины. В корне отчетливо выделяются крестообразно расположенные сосуды ксилемы. Перицикл и эндодерма отграничивают стелу корня от коры (рис. 1).

Первой трогается в рост верхушечная почечка солодки уральской (у этого вида с самых ранних фаз развития наблюдаются более быстрые темпы роста вегетативных органов). С появлением простых листьев начинается энергичный рост главного корня у обоих видов солодки. Вытягивание же гипокотиля прекращается, он разрастается в ширину, в связи с чем переход его в корневую шейку становится постепенным и внешне трудно отличить, где кончается гипокотиль и начинается корневая шейка (рис. 1, 2).

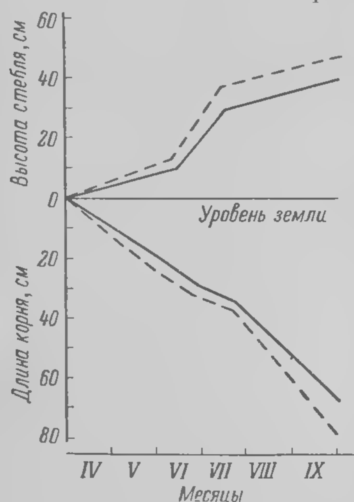


Рис. 2. Динамика развития стебля и корня однолетней солодки.

Сплошная линия — солодка голая; прерывистая линия — солодка уральская.

С развитием побега доминирующее влияние на структуру гипокотиля приобретают листовые следы и следы почек, расположенные в семядольном узле, объем которых начинает превышать объем семядольных пучков. Здесь складывается, подобно стеблю, пучковое строение проводящей системы (рис. 1, 2).

Как отметила Е. А. Кондратьева-Мельвиль (1963), анатомические изменения в гипокотиле коррелятивно связаны с ростом листьев. Так, с развитием листовых зачатков в верхушечной почке проростка солодки наблюдается появление камбия в оси растения. Камбий отмечается сначала в гипокотиле, а затем в корне. Вторичный рост наиболее выражен в листовых следах гипокотиля (широкополостные сосуды вторичной ксилемы расположены по радиусам цепочками), обусловливая увеличение их объема, что и приводит к увеличению диаметра гипокотиля. В корне вторичный рост выражен слабее.

В связи с появлением листьев и вторичным ростом происходят изменения и в первичной флоэме оси проростка. Оболочки клеток элементов первичной флоэмы утолщаются, в них начинаются процессы одревеснения. Сначала незначительному одревеснению подвергается межклетная пластинка, а затем первичная оболочка. Такая одревесневшая флоэма на поперечных срезах гипокотиля, корневой шейки и корня располагается в виде «шапочек» над пучками. Кроме того, в корневой шейке и в корне в это время подвергается одревеснению и эндодерма (рис. 1, 2).

Появление простых листьев наблюдается в течение мая, в это время проникновение корневой системы в почву происходит более быстрыми темпами, чем рост стебля (рис. 2). Ко времени развития 5—6-го листа длина корня в три раза превышает высоту стебля, достигая в среднем у солодки голой 28—30 см, а у солодки уральской 35 см. Происходит также появление боковых корней первого порядка.

Наряду с удлинением корня наблюдается разрастание в ширину гипокотиля и корневой шейки, в которых происходит увеличение объема листовых и почечных следов. Последние, как правило, до корня не доходят, в связи с чем большая толщина, объем гипокотиля и корневой шейки дают возможность легко отличать их от корня. С появлением новых листьев и усиливающимся вторичным ростом в гипокотиле и корневой шейке становится трудно различать контуры пучков, составляющих сплошной цилиндр проводящих тканей, которые образуют кольцо вокруг сердцевины (рис. 1, 3).

С развитием сложных листьев и ветвлением побега (в июне) рост корня замедляется. Стержневой корень в это время углубляется в почву незначительно, но происходит образование боковых корней второго и третьего порядков. Корневая шейка не только разрастается в ширину, но и вытягивается. Она вместе с коротким, но широким гипокотилем легко отличается от корня и обусловливает моркововидную форму, которая возникает к осени у обоих видов солодки (рис. 3).

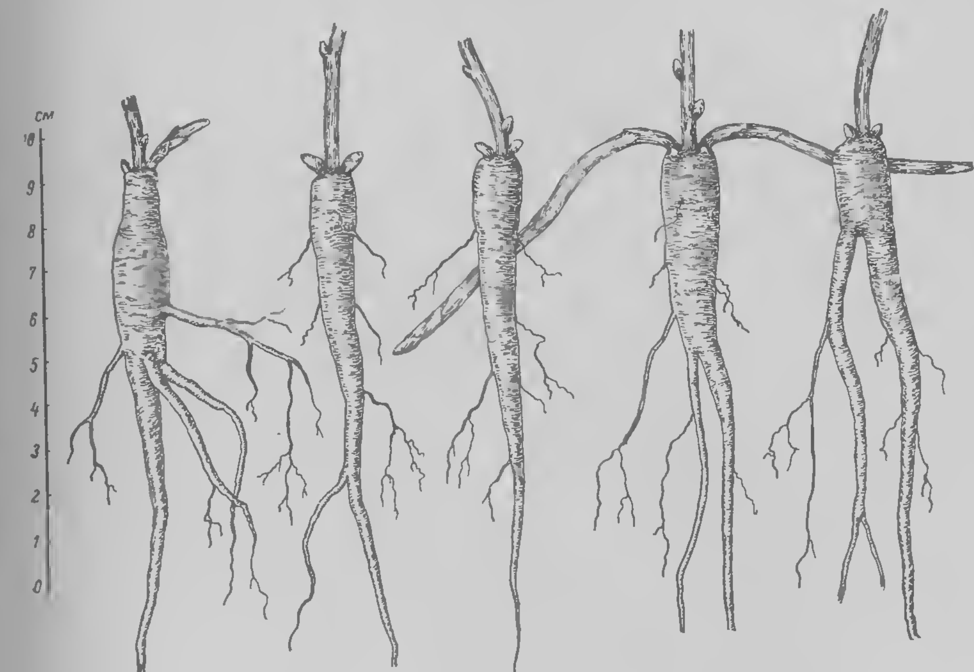


Рис. 3. Стержневые корни солодки в конце первого года жизни.

При избыточном увлажнении или вследствие повреждения корня при пересадке происходит ветвление главного корня на глубине 3—6 см. Это явление мы наблюдали в условиях культуры, но оно также широко распространено в пойменных условиях, что отмечала и Т. П. Надежина (1965).

С появлением сложных листьев наблюдается возникновение пробкового камбия, который закладывается в гипокотиле во внутренних слоях коры, а в корневой шейке и корне — в перицикле. Клетки пробки начинают «отрезать» первичную кору и одревесневшую эндодерму, которая вместе с клетками коры разрушается и сминается (рис. 4). Такое сбрасывание коры происходит в корне сверху вниз, начиная от корневой шейки, в которой пробковый камбий образует большое число слоев пробки.

Интенсивная деятельность камбия в корне совпадает по времени с образованием сложных листьев на побеге и обусловливает развитие новых элементов коры и древесины; за счет этого происходит увеличение диаметра корня, причем объем коры не уступает объему древесины. Вторичный луб представлен группами механических волокон, быстро разрушающимися ситовидными трубками и их спутниками, а также паренхимой. Древесина, как и вторичный луб, разделена на участки широкими радиальными лучами, упирающимися в центре корня в сосуды первичной ксилемы и мета-

ксилемы. Среди живых клеток древесной паренхимы располагаются по одному, по два широкополостные сосуды вторичной ксилемы и небольшие группы древесных волокон, у которых наблюдается также слабое одревеснение первичной оболочки (рис. 5).

В корнях многолетних растений солодки иногда можно видеть кольца в древесине, границы которых заметны вследствие различий в ширине просветов сосудов, а также в количестве механических волокон. Соответствуют ли эти слои годичным кольцам, нами не изучалось. На отсутствие годичных слоев как на распространенное явление в корнях и корневищах многолетних растений указали О. Н. Радкевич и Л. Н. Шубина (1935).

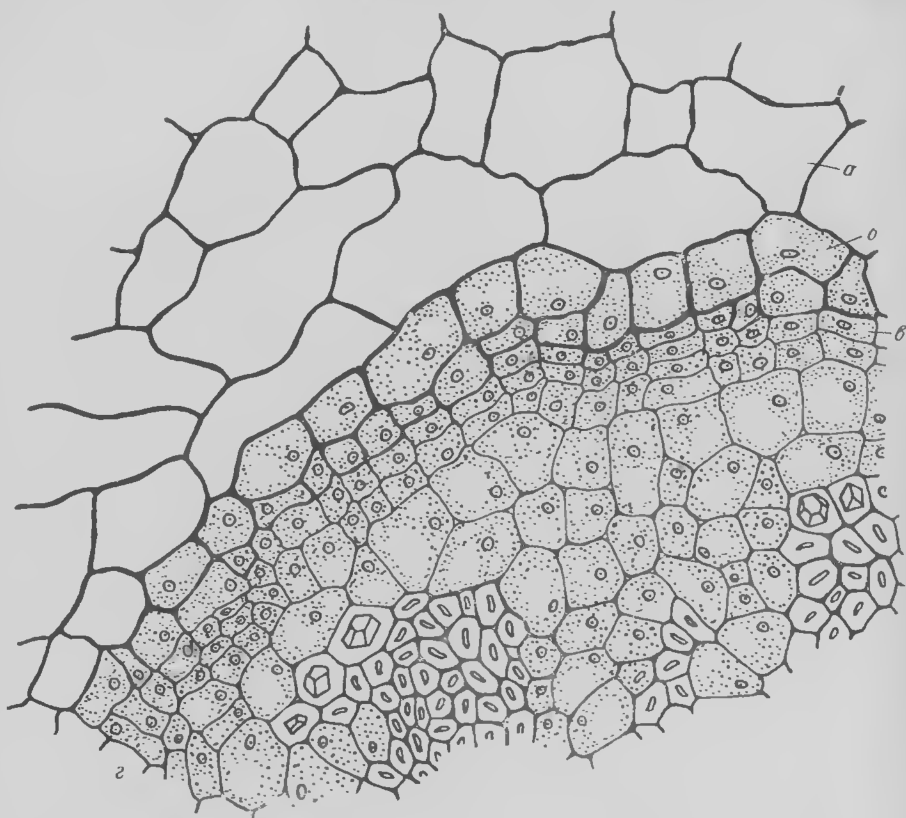


Рис. 4. Заложение пробкового камбия в корнях солодки.

а — клетки первичной коры; *б* — одревесневшая эндодерма; *в* — пробковый камбий и первые ряды пробки; *г* — механические волокна над флоэмой.

В начале августа при снижении темпов листообразования и роста стебля происходит оживление роста корней. Усиление роста корня начинается после образования высокого стебля, несущего большое число крупных, длительно растущих листьев, активно ассимилирующих. Особенно интенсивно углубляется в это время стержневой корень солодки уральской, который к концу первого года жизни достигает длины 80—100 см, тогда как у солодки голой — только 70—80 см (рис. 2).

Таким образом, у изучаемых видов солодки на первом году жизни складываются определенные отношения между ростом вегетативных органов. Медленное развитие стебля в период образования простых листьев сопровождается углублением корней в почву. При энергичном образовании сложных листьев и росте стебля в высоту происходит главным образом ветвление корневой системы за счет развития боковых корней, удлинение же стержневого корня в этот период незначительное. Снижение темпов листообразования и роста стебля сопряжено с дальнейшим проникновением главного корня в глубь почвы. В конце первого года вегетации у обоих

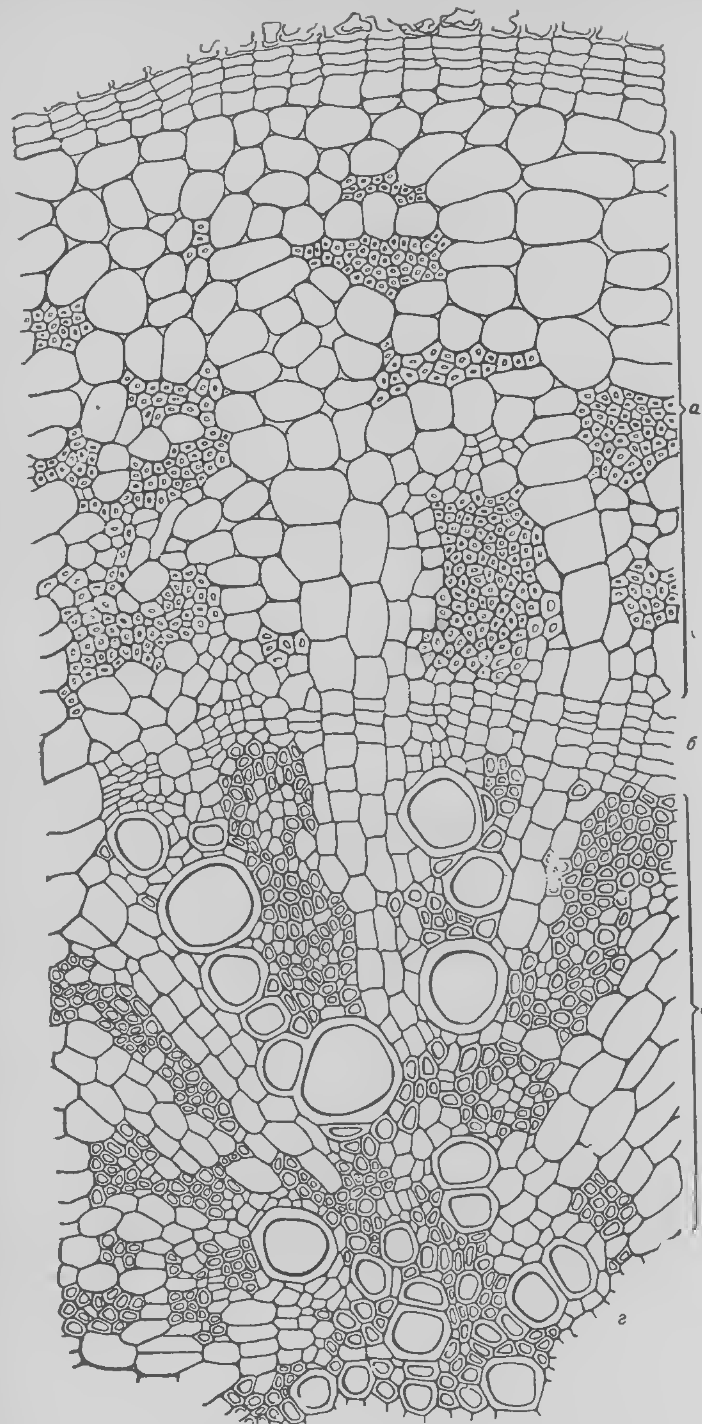


Рис. 5. Вторичное строение корня солодки.

а — вторичная кора; *б* — камбиальная зона; *в* — древесина; *г* — элементы первичной ксилемы.

видов солодки формируется разветвленная корневая система, проникающая глубоко в почву, в связи с высокими темпами роста.

Притекающие из листьев в большом количестве ассимиляты откладываются в гипокотиле, корневой шейке и в корне. Для их внутренней структуры характерно преобладание паренхимных элементов. Это — паренхима и коры, и древесины, и лучей, в которых наблюдается большое количество крахмала и глицирризина.

Гипокотиль и корневая шейка в связи с надземным прорастанием находятся над поверхностью земли, но к концу первого года вегетации они постепенно погружаются в почву в связи с втягиванием корневой шейки и корня. В результате втягивания образуется поперечная морщинистость, заметная простым глазом.

Зимой погруженными в почву оказываются не только гипокотиль, корневая шейка и корень, но и часть стебля с зимующими почками на нижних сближенных узлах. Иногда надземный побег отмирает целиком. Это происходит в том случае, когда вырастают длинные первые междоузлия и почки в связи с этим оказываются над поверхностью почвы.

Внутренняя структура нижней части стебля характеризуется преобладанием механических элементов над паренхимными. Одревесневшими оказываются даже сердцевинные лучи. Присутствие либриформа и одревеснение сердцевинных лучей делают структуру нижней части стебля похожей на древесный тип, для которого одревеснение лучей — явление универсальное.

Структура самой нижней части стебля, располагающейся на уровне поверхности почвы, приобретает некоторые черты сходства с подземными органами. В этих участках стебля, покрытых пробкой, увеличивается радиус коры, становятся шире сердцевинные лучи, оболочки их клеток не подвергаются одревеснению. Количество механических волокон в коре заметно уменьшается. Возникают широкие почечные щели, и увеличивается диаметр сердцевины.

Пазушные почки, расположенные в области семядольного узла, на первом году жизни обычно не трогаются в рост, хотя они разрастаются за счет развития дочерних почек первого порядка в пазухах нижних почечных чешуй. Наблюдается также заложение семядольных почек второго порядка. Почки семядольного узла в зависимости от порядка заложения имеют разные размеры и возраст. Эти почки являются резервом для развития весной следующего года как однолетних надземных побегов, так и многолетних подземных побегов — корневищ (рис. 6).

Иногда же, уже на первом году жизни, можно наблюдать развитие из семядольных почек небольших корневищ, достигающих к осени 7—8 см. У основания этих корневищ находятся дочерние почки, заметные простым глазом. Корневища располагаются на небольшой глубине в почве; они представляют собой беловатые нежные образования, имеющие несколько увеличенную верхушечную почечку и зачатки почек в пазухах чешуй корневища. Корневища на первый год жизни не развивают надземных побегов и не образуют придаточных корней, питаясь за счет материнского растения (рис. 3). По наблюдениям Надежиной (1966), в первый год жизни из семядольных почек могут развиваться не только корневища, но и надземные побеги.

Весной второго года жизни начинается развитие новых однолетних надземных побегов. В большинстве случаев в рост трогаются одновременно как семядольные почки, так и почки на нижних частях стебля, образуя от двух до пяти надземных побегов. Иногда можно наблюдать развитие только семядольных почек, тогда как пазушные почки стебля остаются в покое. Встречаются и случаи развития только пазушных почек стебля, в то время как семядольные почки не трогаются в рост (рис. 7). Образования новых корневищ в это время не наблюдается, а происходит только развитие прошлогодних корневищ, верхушечные почки которых, выходя на поверхность, образуют надземные побеги, так называемые парциальные кусты. Трогаются в рост также и почки в узлах корневища.

В середине лета у двулетних растений происходит развитие новых, молодых, горизонтальных корневищ, которые к концу года разрастаются до 50—70 см в длину. При отсутствии детерминации у почек солодки, корневища и надземные побеги могут развиваться как из пазушных почек стебля,

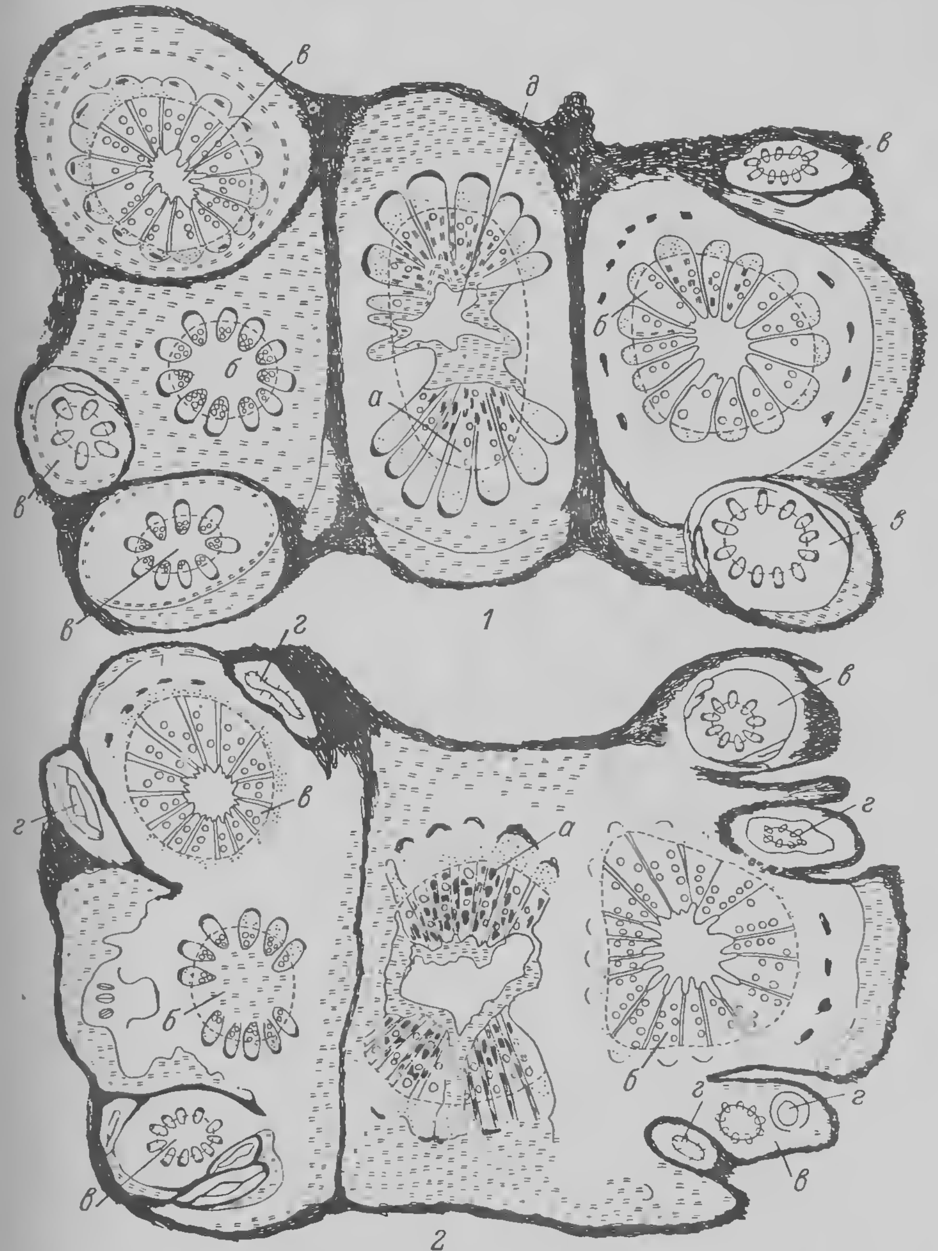


Рис. 6. Поперечный срез через семядольный узел (*1*) и под узлом семядолей (*2*) двулетней солодки.

а — стеблевой след; *б* — след семядольных почек; *в* — дочерние семядольные почки первого порядка; *г* — дочерние семядольные почки второго порядка; *д* — полость в сердцевине, окруженная отмершими тканями.

так и из семядольных почек, в зависимости от условий произрастания. Если почки были засыпаны землей, то из них развиваются корневища, а если находились в воздушной среде, то развиваются надземные побеги.

Стержневой корень в течение второго года жизни значительно разрастается в ширину за счет деятельности камбия, обусловливающей развитие

новых элементов коры и древесины. Он проникает в почву на глубину до 1.5 м. Разрастаются также и боковые корни первого порядка, которые по толщине и глубине проникновения в почву не уступают главному корню. Гипокотиль и корневая шейка также разрастаются, вследствие чего между коротким гипокотилем, вытянутой корневой шейкой и корнем наблюдается постепенный переход. Стержневой корень на второй год развития приобретает вид толстого шнура, глубоко проникающего в почву.

Развитие подземных и надземных побегов из пазушных почек стебля и семядольного узла вызывает разрастание нижних частей стебля, увеличение его диаметра. Это надземная многолетняя часть растения, несущая почки возобновления и развивающиеся на ней подземные и надземные побеги, незаметно переходит в подземную часть растения — гипокотиль, корневую шейку и корень, граница между которыми внешне совершенно стирается. Поскольку надземная часть растения оказывается к зиме на некоторой глубине под землей, создается впечатление, что корневища развиваются из гипокотиля или корневой шейки (рис. 8).

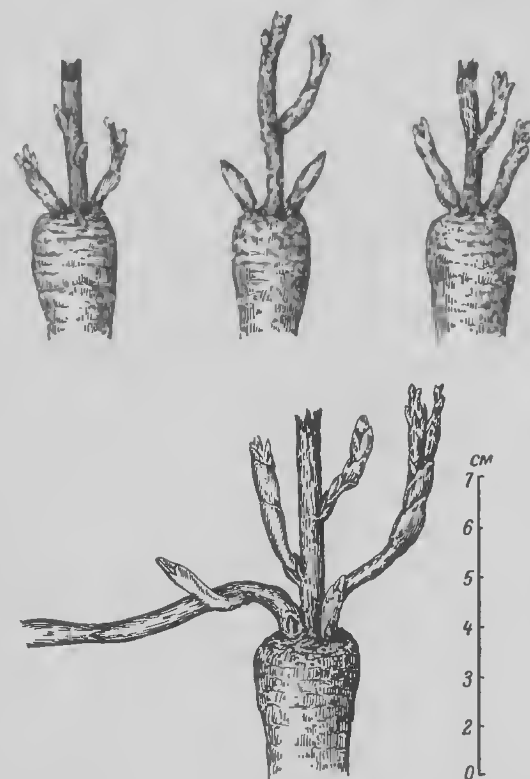


Рис. 7. Развитие побегов из почек семядольного узла и пазушных почек стебля весной второго года жизни солодки.

Для подземной части солодки характерно преобладание паренхимных элементов, что говорит о выполняемой ею запасающей функции. Для многолетней же подземной части стебля также характерно присутствие паренхимных элементов — это паренхима сердцевины и широких сердцевинных лучей, более широких по сравнению с соответствующими элементами надземного стебля. Но, несмотря на присутствие паренхимных элементов, преобладающими являются одревесневшие элементы ксилемы, так характерные для надземного побега солодки. Присутствие последних делает надземную часть растения, несущую почки возобновления, очень плотной и деревянистой.

В тканях гипокотиля, корневой шейки и корня при втягивании происходят изменения в структуре. Клетки сердцевины и радиальных лучей, а также паренхимные клетки вблизи сосудов и механических волокон становятся уплощенными и вытянутыми в радиальном направлении. Кроме того, наблюдаются деления паренхимных клеток тангентальными перегородками (рис. 9), что было также отмечено некоторыми авторами у ряда растений (Jones, 1928; Ярошенко, 1945; Мокеева 1957; Валиханов, 1964).

В результате такого разрастания и деления паренхимных клеток происходит расширение радиальных лучей и сердцевины, приводящее к разобщению участков проводящих пучков в гипокотиле и корневой шейке. В корне весьма широкими оказываются радиальные лучи, примыкающие к центрально расположенным элементам первичной ксилемы; эти лучи постепенно суживаются к периферии корня. Наличие обширной сердцевины в гипокотиле и корневой шейке и присутствие в них большого количества крахмала делают их структуру похожей на структуру корневища.

Разрастание паренхимных клеток ведет к увеличению диаметра подземных органов и образованию поперечной морщинистости, заметной с поверхности.

Весной третьего года вегетации наблюдается дальнейшее развитие подземных органов, образование новых надземных побегов и корневищ, появление новых парциальных кустов. Развитие из пазушных почек стебля новых однолетних побегов ведет к еще более значительному разрастанию нижних многолетних частей побегов за счет симподиального ветвления их. Нижняя часть стебля вместе с разрастающимися гипокотилем и корневой шейкой, переходящей в корень, имеет вид многоглавого утолщенного образования; его «главы» представляют собой многолетние части стебля с находящимися на них почками возобновления. Эти пазушные почки, а также почки разросшегося семядольного узла являются основой для развития новых надземных побегов и горизонтально расположенных корневищ, служащих для вегетативного размножения растения (рис. 10).

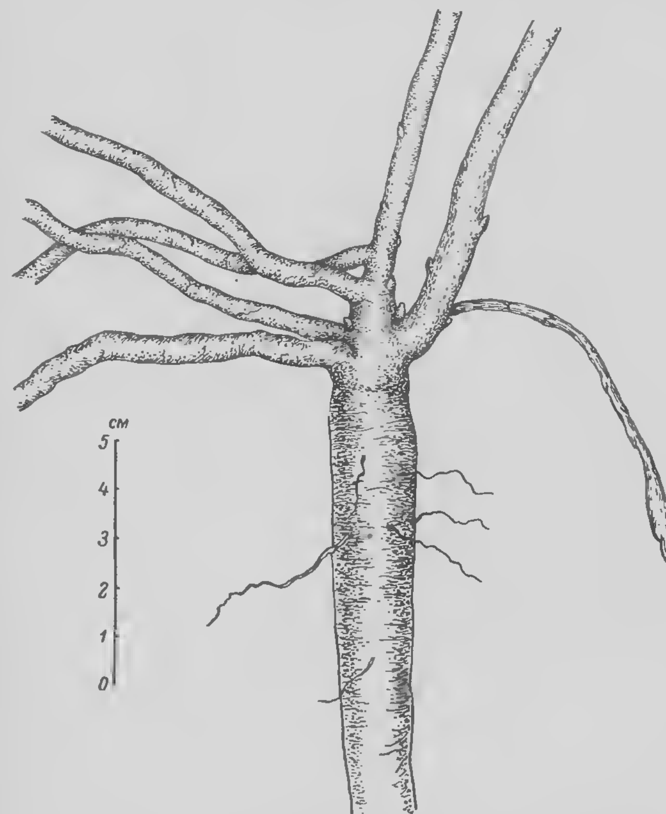


Рис. 8. Разрастание стеблевой части растения за счет развития надземных и подземных побегов к концу второго года жизни солодки.

Наряду с развитием новых побегов происходит отмирание старых, ведущее к появлению неживых побуревших тканей в центре гипокотиля и корневой шейки, связанных с отмершими следами побегов (рис. 8). Такое отмирание тканей может происходить уже на второй год жизни растения вследствие гибели базальной части прошлогоднего надземного побега.

Образование зоны мертвой ткани, а в дальнейшем и полости в центре гипокотиля и корневой шейки ведет к разобщению «глав», однако распадения на отдельные партикулы не происходит. «Главы» остаются связанными между собой и с материнским корнем. Партикуляция как явление, при котором происходит отделение боковых надземных побегов вместе

с обслуживающими их корнями (Радкевич и Шубина. 1935), солодке не свойственна. Появление полости в центре гипокотиля и корневой шейки (а также в известной мере в базальной части корня) является началом отмирания всего растения.

С увеличением возраста в коровой части корня, а также в корневищах можно наблюдать образование «рогового» луба; этот луб в меньшей степени характерен для корня, а наиболее ярко представлен в корневищах.

«Роговой» луб образуется в результате деформации клеток ситовидных трубок и их спутников во вторичной флоэме. Эти клетки быстро теряют свое содержимое, оболочки их утолщаются, но не одревесневают, а затем деформируются. Они расположены группами между групп волокон и образуют полулуния над камбием (на поперечном срезе). По описанию А. А. Яценко-Хмелевского и И. В. Дылевской (1938), распределение рогового луба может быть двух типов: радиальное, обусловливающее изогнутость радиальных лучей, и тангентальное, полулуниями. Между этими двумя типами возможны переходы.

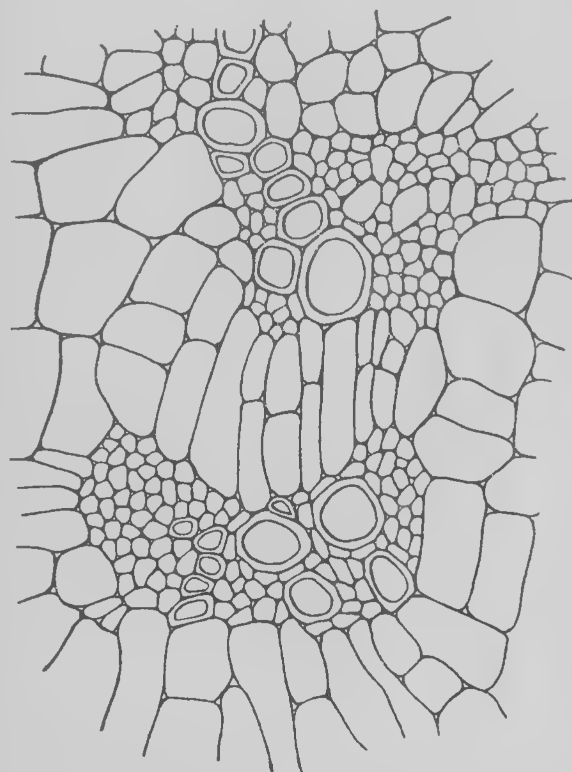


Рис. 9. Растяжение и деление паренхимных клеток при втягивании корня, приводящие к раздвиганию участков сосудисто-волокнистой ткани вторичной древесины.

В наиболее простом случае, как например у растений в трех-пятилетнем возрасте, в роговой луб превращается только поздняя флоэма, образуя тангентально расположенные полулуния над камбием, разделенные радиальными лучами. У более старых растений деформации и утолщению оболочек подвергается, кроме ситовидных трубок со спутниками, и паренхима, что создает радиально расположенный роговой луб. Следовательно, тангентально расположенный роговой луб свойствен более молодым растениям, а с возрастом возникает радиально расположенный роговой луб во вторичной коре.

Существует мнение, что присутствие рогового луба зависит от условий произрастания, а не от вида солодки (Муравьев, 1953). «Изогнутость сердцевинных лучей» в коровой части корня, как описывал роговой луб И. А. Муравьев, наблюдается в перекрученных и сдавленных корнях. Наши исследования подтвердили это положение и показали, что роговой луб характерен для обоих видов солодки и возникает с увеличением возраста растения, но, вероятно, может быть и следствием определенных условий произрастания.

У многолетних растений солодки корневища и надземные побеги отходят от весьма утолщенного плотного головчатого образования, погруженного в почву; это головчатое образование состоит из разросшихся многолетних частей стебля с почками и сухими остатками погибших побегов, постепенно переходящих в разросшийся корень. Описываемая структура, для которой мы считаем уместным термин «каудекс», образуется в процессе роста растения. Каудекс, в отличие от гибкого корня, характеризуется плотностью и деревянистостью. Присутствие на нем большого количества почек, из которых развиваются надземные побеги и корневища, характеризует каудекс как образование, служащее не только для отложения запасных веществ, но и являющееся основой вегетативного размножения растений.

Каудекс, по мнению И. Г. Серебрякова и Т. И. Серебряковой (1965), сходен с корневищами функционально (отложение запасных веществ, вегетативное размножение), морфологически (утолщенность и укороченность междоузлий, долголетие) и, как установлено нами, анатомически (наличие сердцевины). Но в отличие от типичных корневищ каудекс не отмирает в базальной части, а вместе с первичной корневой системой растения сохраняется в течение всей его жизни. Придаточных корней на нем, в отличие от корневищ, как правило, не образуется.

Термин «каудекс» широко распространен во многих флористических работах советских исследователей среднеазиатской флоры. Но, как отмечают авторы «Атласа по описательной морфологии высших растений» (Федоров и др., 1962), этот термин употребляется без должного анализа, а часто подземная часть растения, называемая каудексом, носит и другие названия, как например многоглавый корень, многоглавое корневище, многоглавый стержень. Считая этот термин неудачным, авторы «Атласа» предлагают структуру, именуемую каудексом, называть стеблекорнем (caulorrhiza). Под стеблекорнем подразумевается образование, состоящее из одревесневших нижних участков многолетних побегов, несущих на вершине почки возобновления, основаниями соединенных с одревесневшим гипокотилем, переходящим в деревянистый стержневой корень. Едва заметная корневая шейка сильно вытягивается и деревенеет, органически входя в состав стеблекорня.

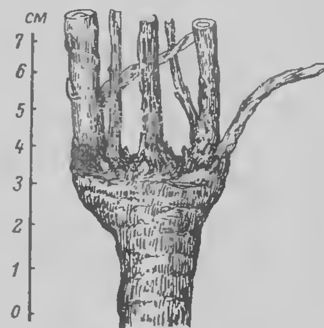


Рис. 10. Образование каудекса на третий год жизни солодки.

Но существует и другое мнение, согласно которому ни корневая шейка, ни корень в образовании каудекса участия не принимают. Так, Серебряков и Серебрякова (1965) считают каудекс стеблевой частью стеблекорня, который представляет собой структурно-биологическую основу вегетативного размножения растений. М. Валиханов (1964) под каудексом у *Rhaponticum carthamoides* (Willd.) Iljin понимает утолщенные нижние части стеблей со сближенными междоузлиями. Надежина (1965, 1966), описывая подземные органы солодки, называет головкой совокупность пазушных почек семядольного узла, а также разросшиеся базальные части надземных побегов, погруженных в почву вместе с их пазушными почками вследствие втягивания корня.

Структуру, названную нами каудексом, можно было бы назвать и стеблекорнем, так как определение стеблекорня, данное авторами «Атласа» (Федоров и др., 1962), принципиально не расходится с нашими представлениями о каудексе солодки. Безусловно, нельзя отделять от этой структуры гипокотиль, корневую шейку и корень, диаметр которых увеличивается вместе с разрастанием многолетних частей стебля. Кроме того, втягивание, осуществляемое подземной частью растений, способствует сохранению почек каудекса в зимний период. У многолетнего каудекса солодки становится трудно определить, где подземная часть растения, а где надземная часть, погруженная в почву вследствие втягивания.

Поскольку возникновение почек возобновления, развитие надземных побегов и корневищ происходит из почек стеблевой части растения, а разрастание гипокотиля, корневой шейки и базальной части корня является лишь следствием развития побегов, мы считаем каудекс образованием стеблевой природы, которое неотделимо от разросшейся подземной части растения.

Заключение

В процессе развития голой и уральской солодок складываются определенные отношения между ростом надземного побега и корневой системой. Медленное развитие стебля в период образования простых листьев на первом году жизни сопровождается углублением корней в почву. При энергичном листообразовании и росте стебля в высоту в период развития сложных листьев происходит главным образом ветвление корневой системы за счет развития боковых корней; удлинение же стержневого корня в этот период незначительное. Снижение темпов роста стебля и развитие сложных листьев с более длинным пластохроном приводит вновь к усиленному проникновению главного корня в глубь почвы. Зная эти корреляции, можно по морфологии побега судить о развитии корневой системы однолетней солодки в тот или иной период вегетации и целенаправленно регулировать подкормку растения.

К концу первого года жизни у солодки обоих видов развивается корневая система стержневого типа, которая проникает в почву на значительную глубину. В связи с развитием зимующих пазушных почек, расположенных в области семядольного узла, и высокого надземного побега с большим количеством крупных сложных листьев происходит разрастание гипокотиля, корневой шейки и отчасти корня, в связи с чем основание стержневого корня приобретает моркововидную форму.

Почки базальных узлов стебля, а также почки, развивающиеся в семядольном узле, являются основой возобновления надземных побегов и развития корневищ на следующий год. Семядольный узел разрастается за счет развития дочерних почек первого порядка в пазухах нижних почечных чешуй, а в пазухах почечных чешуй последних — дочерних почек второго порядка. Развитие побегов (надземных и подземных) из этого огромного резерва почек, расположенных выше семядольного узла, ведет к образованию в дальнейшем плотного головчатого утолщенного образования, известного в литературе как каудекс или стеблекорень.

Каудекс солодки представляет собой плотное, головчатое образование, состоящее из деревенистых нижних частей стебля с находящимися на них почками возобновления и разросшегося, отчасти расчлененного семядольного узла, также несущего почки возобновления. Эти разросшиеся стеблевые части растения переходят затем в также разросшиеся подземные органы. Почки возобновления на нижних узлах стеблей оказываются погруженными в почву вследствие втягивания корневой шейки и базальной части корня. Они являются основой ежегодного возобновления надземных побегов солодки, а также вегетативного размножения растения с помощью корневищ.

Таким образом, подробное исследование развития подземных органов солодки и их структуры дало возможность выявить корреляции между развитием надземных и подземных побегов, а также выяснить природу утолщенной структуры — каудекса солодки. В результате было установлено, что горизонтальные корневища у обоих видов солодки отходят от стеблевой части растения, что подтверждает мнение тех авторов, которые считают голую и уральскую солодки не корнеотпрысковыми растениями.

В заключение выражаю глубокую благодарность своему руководителю Н. А. Козловой за постоянную помощь в работе.

ЛИТЕРАТУРА

Атлас лекарственных растений СССР. (1962). Под ред. Н. В. Цицина. — Боссе Г. Г. (1941). Лакричник. Наука и жизнь. 11—12. — Валиханов М. (1964). Морфологическое и анатомическое строение травянистого многолетника *Rhaponticum carthamoides* (Willd.) Iljin в его онтогенезе. Канд. диссерт. ЛГУ. — Василевская В. К. (1959). Анатомическое строение зародыша и проростка некоторых травянистых растений. Вестн. ЛГУ, сер. биолог., 3, 1. — Высоцкий Г. Н. (1915). Ергеня. Культурно-фитологический очерк. Тр. по прикл. бот., 8, 10—11. — Гаммерман А. Ф., М. Д. Шупинская и А. А. Яценко-Хмелевский. (1962). Растения-целители. — Казакевич Л. И. (1953). Агробиологические особенности солодки как опасного сорняка на орошаемых землях. Тр. Сталингр. с.-х. инст., 3. — Кербабаев Б. Б., А. А. Мещерякова и А. И. Гладышева. (1966). Некоторые вопросы ускоренного восстановления солодки. В сб.: Вопросы изучения и использования солодки в СССР. — Ковалев С. Г. (1906). «Хипчур» (Корень азиатской солодки — Radix *Glycyrrhiza uralensis* Fisch.). Сравнительнофармакологическое и химическое исследование этого корня и других продажных сортов солодки. — Кондратьева-Мельвиль Е. А. (1963). Развитие структуры проростка клена *Acer platanoides* L. Бот. журн., 2. — Коровин Е. П. (1934). Сорная растительность хлопковых полей Средней Азии и меры борьбы с ней. — Круганова Е. А. (1955). Обзор видов *Glycyrrhiza* и *Meristotropis* Fisch. et Mey. Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. I, 11. — Мокеева Е. А. (1957). Люцерна синяя (*Medicago sativa* L.). Строение и развитие. — Муравьев И. А. (1953). Материалы к изучению солодок СССР. Автореф. диссерт. — Муравьев И. А. и Н. И. Бурке. (1961). Определение глицирризиновой кислоты в грудном элексире и сиропе солодкового корня. Аптечн. дело, 1. — Надежина Т. П. (1965). Материалы к строению подземных органов солодки голой (*Glycyrrhiza glabra* L.), обитающей в пойменных условиях. В сб.: Растения — источники биологически активных веществ лечебного действия. — Надежина Т. П. (1966). О подземных органах солодок секции *Euglycyrrhiza* Boiss., распространенных на территории СССР. В сб.: Вопросы изучения и использования солодки в СССР. — Никитин В. В. (1957). Сорная растительность Туркмении. — Радкевич О. Н. и Л. Н. Шубина. (1935). Анатомические основы партикуляции растений полупустынь и пустынь Средней Азии. Тр. САГУ, Результаты Бекпакдалинской экспедиции. — Серебряков И. Г. и Т. И. Серебрякова. (1965). О двух типах формирования корневищ у травянистых многолетников. Бюлл. МОИП, отд. биолог., LXX, 2. — Сосновский Д. И. (1938). Материалы к ботаническому изучению солодки (*Glycyrrhiza glabra* L.). Тр. Хим. и Бот. инст. Азерб. ФАН СССР, 2 (5), 47. — Усманов А. У. (1953). Тугайная растительность долины реки Ангрен. — Федоров Ал. А., М. Э. Кирпичников и З. Т. Артюшенко. (1962). Атлас по описательной морфологии высших растений (стебель и корень). — Ярошенко Г. Д. (1945). Трагакантовый тип сокращения корней растений. Бот. журн., 3. — Яценко-Хмелевский А. А. и И. В. Дылевская. (1938). Строение осевых органов солодки (*Glycyrrhiza glabra* L.). Тр. Хим. и Бот. инст. Азерб. ФАН СССР, 2 (5), 47. — Jones F. R. (1928). Winter injury of alfalfa. Journ. Agr. Res., 37, 4.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова Академии
наук СССР,
Ленинград.

(Получено 27 XI 1967).

SUMMARY

The article comprises a detailed description of the subterranean organs of two species of liquorice. Certain correlations in the development between the superterranean and subterranean shoots were observed. The formation of the caudex is considered in detail; it is established that the rhizomes develop from the buds of the cauline part of the plant, which corroborates the view of the authors who consider liquorice to be not a root-sucker plant.

УДК 581.162.4 : 581.3 : 582.036

Е. Н. Герасимова-Навашина, Р. Н. Капил.[1] С. Н. Коробова и Г. И. Савина

ПРОЦЕСС ДВОЙНОГО ОПЛОДОТВОРЕНИЯ ПРИ ПОНИЖЕННЫХ ТЕМПЕРАТУРАХ

С 11 рисунками и 1 таблицей рисунков

H. N. GERASSIMOVA-NAVASHINA, R. N. KAPIL, S. N. KOROBOVA AND G. I. SAVINA. THE COURSE OF DOUBLE FERTILIZATION AT LOW TEMPERATURES

Известно, что внешние условия, в частности температура, сильно влияют на эмбриологические процессы. Представляло интерес проследить ход процесса оплодотворения при пониженных температурах у представителя покрытосеменных растений, относительно которых сведения такого рода крайне скудны.

Для указанной цели мы воспользовались сравнительно теплолюбивым растением *Crepis capillaris* (L.) Wallr., у которого процесс оплодотворения достаточно изучен (Герасимова, 1933) как со стороны морфологии, так и в отношении темпов его протекания, в силу чего это растение представляет подходящий объект для такого рода экспериментальных работ.

Нами была принята следующая схема опыта: кастрированные цветки срезанных соцветий, поставленных в воду, искусственно опылялись и подвергались действию пониженных температур. Было проведено три серии опытов (а, б, в), причем в каждой из них использовались три температурных режима: 1, 5 и 8°, для чего служили различные отделения холодильника «ЗИЛ». Контролем служил материал, находившийся в комнатных условиях при 20—22°; эту температуру ниже мы называем для краткости «нормальной».

а) Соцветия охлаждались в холодильнике при трех указанных выше температурах в течение 30 минут, после чего их опыляли и тотчас же помещали снова в соответствующие отделения холодильника, откуда их брали для фиксации через 30, 60 и 90 минут после опыления.

б) Соцветия до опыления не охлаждались, но сразу же после опыления в нормальных температурных условиях помещались в соответствующие отделения холодильника, где и оставались до фиксации, которая проводилась через 30, 60, 90 минут и через 2 и 10 часов после опыления.

в) Соцветия помещались в различные отделения холодильника через 20 минут после опыления при нормальных температурных условиях и фиксировались через 30, 60, 90 минут и через 2, 4, 6, 8, 10 и 24 часа после опыления.

Материал для опытов выращивался на делянках Лаборатории эмбриологии Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР в Ленинграде. Опыты проводились в августе 1966 г.

Для фиксации употреблялась смесь С. Г. Навашина: 1%-й водный раствор хромового ангидрида — 10 мл, ледяная уксусная кислота — 1 мл, формалин 40%-й (от продажного) — 4 мл. Материал промывался, обезвоживался (по М. Навашину, 1934а) и пропитывался парафином через хлороформ. Толщина срезов была от 18 до 20 μ. Для окрашивания применялись реакция Фёльгена с подкраской светлым зеленым и железный гематоксилин Гайденгайна с рутениевым красным.

[1] Д-р Р. Н. Капил (Делийский университет, Индия) принимал участие в работе в качестве стипендиата ЮНЕСКО.

Результаты опытов и их обсуждение

Наши данные показали, что в первых двух сериях опытов (см. выше), где действие пониженных температур начиналось уже с момента опыления, пыльцевые трубки не дорастали до зародышевых мешков, поэтому в дальнейшем мы анализируем в основном результаты, полученные в третьей серии опытов, т. е. в тех случаях, когда пыльцевые трубки 20 минут росли в нормальных температурных условиях и лишь в течение последних 10 минут продолжали свой рост на холоду, после чего проникали в зародышевые мешки.

При анализе зародышевых мешков было установлено, что низкие температуры сильно влияют на женские клетки; в первую очередь это проявляется в ухудшении качества фиксации их ядер, притом тем сильнее, чем ниже температура и чем продолжительнее ее воздействие. Вместе с тем обнаружилось, что центральная клетка и особенно ее ядро страдают от действия холода сильнее, чем клетки яйцевого аппарата, из которых яйцеклетка в свою очередь хуже противостоит этому влиянию, чем синергиды (ядра последних сохраняются значительно лучше, чем ядро яйцеклетки). Антиподальные клетки и их ядра не обнаруживают явных признаков изменения под действием пониженных температур. Соматические клетки семяпочки, в том числе и клетки интегументального тапетума, окружающие зародышевый мешок, выглядят как обычно — не обнаруживая изменений.

Надо отметить, что и при нормальных температурных условиях, в зрелом зародышевом мешке большая и сильно вакуолизированная центральная клетка всегда хуже сохраняется в фиксирующих жидкостях; ее очень большое ядро (продукт слияния двух полярных ядер) нередко деформируется. Но вместе с тем в нормальных условиях отношение клеток зародышевого мешка к действию фиксирующих жидкостей сильно меняется в зависимости от стадий их развития, а именно, качество фиксации их вскоре после оплодотворения резко улучшается. Но в условиях пониженных температур дело обстояло иначе, это прямо указывает на то, что плохое состояние женских клеток является следствием действия понижения температур. Этот вывод подтверждается и тем, что при пониженных температурах (как мы увидим ниже) женские клетки не способны продолжать свое развитие, хотя оплодотворение, т. е. объединение их с мужскими ядрами, и происходит.

Перейдем к анализу хода оплодотворения.

Рассматривая оплодотворение как процесс, в основе которого лежит ряд физико-химических процессов и целая цепь биохимических реакций, мы могли ожидать прежде всего, что с падением температуры процесс будет прогрессивно замедляться и, наконец, даже останавливаться; это действительно и обнаружилось в наших опытах. Кроме того, был отмечен ряд морфологических отклонений в поведении мужских оплодотворяющих элементов и в ходе самого процесса оплодотворения, что можно поставить в связь с общим замедлением процесса.

Результаты анализа контрольного материала полностью подтвердили данные предыдущих исследований хода оплодотворения и начальных фаз развития оплодотворенных женских клеток у видов *Crepis* (Герасимова, 1933; Герасимова-Навашина, 1954а); поэтому в дальнейшем мы будем останавливаться лишь на тех моментах, которые необходимы для сравнения с данными настоящих экспериментов.

В контроле через 30 минут после опыления пыльцевые трубки достигают зародышевых мешков, и их содержимое изливается в последние; спермии проникают в женские клетки и в большинстве случаев в это время

уже находятся в контакте с их ядрами, т. е. с ядром яйцеклетки и ядром центральной клетки; здесь начинается их объединение, которое через 60 минут уже заканчивается.

В 3-й серии опытов (когда опыленные соцветия находились на холоду только в течение 10 минут до вхождения пыльцевых трубок в зародышевые мешки) кратковременное охлаждение не задерживало роста пыльцевых трубок; при всех примененных нами температурах (1, 5, 8°) через 30 минут после опыления пыльцевые трубки, как и в контроле, уже обнаруживались в зародышевых мешках. Спермии в это время находились между женскими клетками и иногда даже в контакте с их ядрами; однако число таких картин убывало с падением температур. Одновременно увеличивалось число картин, свидетельствовавших об отклонении от нормального хода процесса.

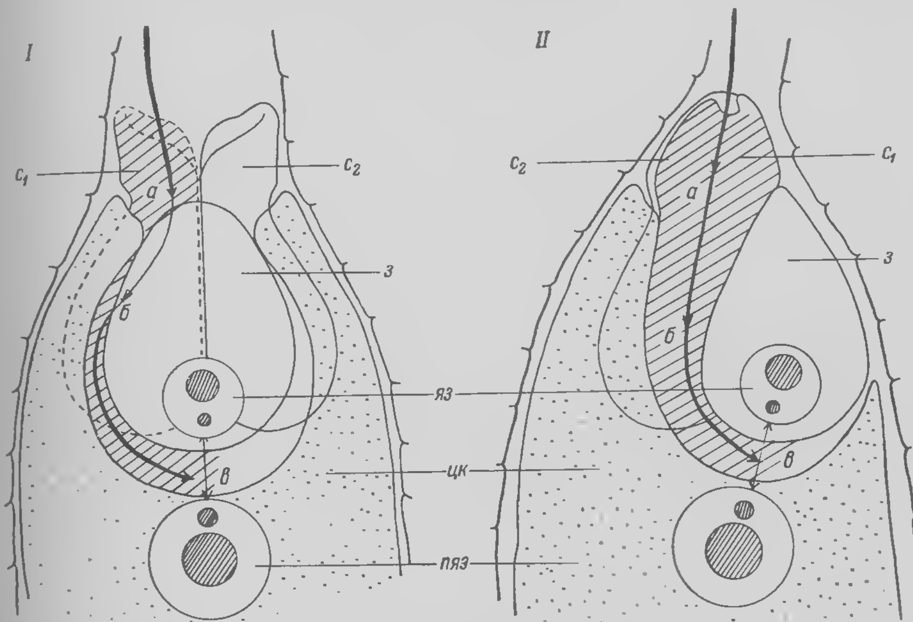
Как уже сказано, первый эффект, который мы обнаружили в 1-й и 2-й серии опытов, состоял в задержке или даже полном отсутствии роста пыльцевых трубок, т. е. имело место выпадение первой (прогамной) фазы оплодотворения. В 3-й серии опытов, где продолжительность действия низкой температуры на рост пыльцевых трубок была значительно меньше, ее воздействию подвергалась в основном лишь вторая (гаметогамная) фаза; эффект пониженной температуры и здесь проявлялся в основном в замедлении всех процессов. Это замедление в первую очередь отразилось, как уже сказано, на морфологии оплодотворения, составляя основу его отклонений от нормы, что позволило до известной степени вскрыть физиологическую специфику идущих здесь процессов.

Попытаемся рассмотреть эти отклонения, принимая во внимание состояние половых клеток и природу тех процессов, которые лежат в основе их функционирования. Для этой цели нам кажется удобным использовать основные положения митотической гипотезы двойного оплодотворения, предложенной одним из авторов этой статьи (Герасимова-Навашина, 1947а, 1947г), чтобы в дальнейшем на экспериментальном материале подтвердить эти положения или внести в них некоторые коррективы. Остановимся кратко на этих представлениях.

Как было показано на ряде объектов — лилейных, сложноцветных, злаках, орхидных (С. Г. Навашин, 1910; Герасимова-Навашина, 1947б, 1947в; Герасимова-Навашина и Батыгина, 1958, 1959; Коробова, 1959; Батыгина, 1961; Савина, 1964, 1965), спермии покрытосеменных при своем возникновении не заканчивают полностью митотического цикла, очевидно из-за недостаточного количества цитоплазмы, получаемой ими в ходе спермиогенеза. У сложноцветных, как это было установлено на видах *Crepis* (Герасимова-Навашина, 1947б, 1947в), количество цитоплазмы генеративной клетки предельно мало и ядра спермиев здесь даже не становятся везикулярными (пузыреобразными), т. е. ядерный сок в них отсутствует, хромосомы не гидратируются, ядрышки не выделяются; поэтому спермии имеют вид сильно удлиненных тел, составленных в основном из начавших деспирализоваться хромосом. Окружены ли они цитоплазматической оболочкой, установить с помощью светового микроскопа не удается. Правда, в некоторых случаях, как например у орхидных, где вокруг ядер спермиев остается немного цитоплазмы, они становятся округлыми, имеют некоторое количество кариоплазмы и очень небольшие ядрышки; следовательно, процесс их созревания продвигается несколько дальше. Однако и здесь, как установила Г. И. Савина (1964, 1965), полное завершение цикла их развития возможно не ранее контакта с женскими ядрами. Следовательно, только в женских клетках, как это показано (Герасимова-Навашина, 1947а, 1947б, 1947в; Герасимова-Навашина и Батыгина, 1958, 1959; Коробова, 1959, 1961) и для других покрытосеменных — сложноцветных, лилейных, злаков — спермий полностью заканчивает свой митотический цикл, начиная новый уже в зиготе. Существование такого растянутого митотического цикла мужской оплодотворяющей клетки (в силу обстоятельств, создающихся условиями развития), как бы прерванного на определенной стадии и завершающегося только в женской сфере в ходе оплодотворения, и легло в основу митотической гипотезы двойного оплодотворения.

Спермии *Crepis* как в пыльцевом зерне при своем возникновении, так и в пыльцевой трубке при ее прохождении по проводниковой ткани, а также в начале пребывания в зародышевом мешке обнаруживают сильную реакцию на ДНК; при окрашивании в смеси Унна ядра спермиев приобретают несколько синеватый оттенок (см. также Долгова-Хведынич, 1967), что свидетельствует о присутствии в них некоторого количества РНК. Это подкрепляет мнение о незавершенности митотического цикла спермиев.

Женские клетки в зародышевом мешке (яйцевой аппарат и центральная клетка) в это время представляют систему, обладающую строго определенной конструкцией (Герасимова-Навашина, 1954а, 1954б). Так, у видов *Crepis* (см. схему), как и у других сложноцветных, яйцеклетка (как и центральная клетка) не достигает микропилярного (верхнего) конца зародышевого мешка; она всегда располагается несколько ниже синергид, базальные (верхние) концы которых составляют верхушку зародышевого мешка и вдаются в микропиле, а терминальные (нижние) почти достигают уровня терминального конца яйцеклетки. Центральная клетка, образуя в своей верхней части глубокую впадину, охватывает яйцевой аппарат почти со всех сторон, за исключением верхних (микропилярных) концов синергид и участка яйцеклетки, примыкающего непосредственно к интегументальному тапетуму. Ядро центральной клетки (продукт слияния двух полярных ядер) располагается у самого глубокого места этой впадины, непосредственно под яйцеклеткой, вблизи ее ядра, на линии, составляющей продолжение продольной оси яйцеклетки. Поскольку яйцеклетка и центральная клетка не срастаются, а лишь прилегают друг к другу, между ними имеется некоторый промежуток, который становится особенно ясно видимым после излияния туда содержимого пыльцевой трубки. Ядра женских клеток в зрелом зародышевом мешке находятся



Схематическое изображение верхней части оплодотворенного зародышевого мешка.

Продольные разрезы: I — вид спереди; II — вид сбоку. *Пунктирной линией* обозначены первоначальные границы синергиды, разрушенной при вхождении пыльцевой трубки; *стрелками* (*а*, *б*, *в*) показаны пути движения спермиев в зародышевом мешке; *редкой штриховкой* — содержимое разрушенной синергиды и вошедшей в нее пыльцевой трубки; *густой штриховкой* — ядрышки ядер; *пунктиром* — центральная клетка зародышевого мешка; C_1 — разрушенная синергида, C_2 — сохранившаяся синергида, *З* — зигота, *Яз* — ядро зиготы, *ЦК* — центральная клетка или клетка зачатка эндосперма, *ПЯЭ* — первичное ядро эндосперма.

в состоянии полного митотического покоя и у видов *Crepis* совершенно ануклеальны.

Пыльцевая трубка после прохождения через микропиле при входе в зародышевый мешок прежде всего встречает синергиду, в которую и проникает; при этом синергида разрушается, и лопнувшая здесь пыльцевая трубка изливает свое содержимое, которое и поступает в указанный промежуток между яйцеклеткой и центральной клеткой, внося сюда и спермии.

Будучи внесены пыльцевой трубкой в зародышевый мешок, спермии у *Crepis* сильно скручиваются; то же всегда происходит у других покрытосеменных, если спермии имеют достаточно удлиненную форму и незначительное количество цитоплазмы. Это является, по-видимому, следствием изменения физико-химических свойств среды и наблюдается всегда при лопании пыльцевой трубки, культивируемой in vitro, когда спермии попадают в неподходящую физико-химическую среду. Вскрытие пыльцевой трубки в зародышевом мешке, по-видимому, тоже обусловлено тем, что при вхождении в него она попадает в иные физиологические условия.

Внутри зародышевого мешка спермии *Crepis*, имея вид сильно свернутых двойственных лентообразных тел, начинают ряд дальнейших превращений. Прежде всего они, по-видимому, теряют свою цитоплазму; правда, как уже сказано, у видов *Crepis* (и ряда других сложноцветных) цитоплазмы спермиев в световой микроскоп не видно, но сейчас известно, что именно в районе синергид спермии освобождаются от своей цитоплазмы; это показано для орхидных В. А. Поддубной-Арнольди (1958) и для хлопчатника Н. С. Беляевой (1964).

Излившееся содержимое пыльцевой трубки, поступая в вышеуказанный промежуток между женскими клетками, обычно почти достигает «дна» упомянутой глубокой впадины центральной клетки близ женских ядер. Вынесенные сюда спермии занимают здесь исходное положение для осуществления двойного оплодотворения; отсюда они обычно расходятся (в силу предполагаемого митотической гипотезой взаимного отталкивания), вступая в женские клетки и приходя в контакт с их ядрами (см. схему). Однако прежде спермии *Crepis* должны пройти еще ряд превращений (Герасимова, 1933), на которых мы здесь не можем останавливаться, но отметим, что аналогичные превращения в настоящее время обнаружены и у других растений (Герасимова-Навашина и Батыгина, 1959; Батыгина, 1961).

После вступления в контакт с женскими ядрами спермии расправляются на их поверхности и погружаются в них (премитотический тип оплодотворения); внутри женских ядер спермии распадаются на составляющие их хромосомы (в числе трех у *Crepis capillaris*), и с их поверхности выделяются вещества (по-видимому, кислый белок и РНК), которые собираются в маленькое ядрышко, окрашивающееся основными красителями, а в смеси Унна — пиронином; при этом спермии приобретают от метил-грюна ярко зеленую окраску. Вскоре наступает деспирализация хромосом спермиев и соответственно исчезает их реакция на ДНК. Мы считаем, что ядра спермиев (как уже было сказано выше) только здесь окончательно вступают в покоящееся состояние, т. е. заканчивают полностью свой митотический цикл под влиянием покоящихся женских клеток; наступает интерфаза в оплодотворенных женских клетках, и становится возможна их подготовка к дальнейшему развитию. Это положение митотической гипотезы, первоначально установленное для видов *Crepis* (Герасимова, 1933; Герасимова-Навашина, 1947а, 1947б, 1947г) подтверждено в настоящее время рядом работ с другими объектами — лилейными, злаками, орхидными (Герасимова-Навашина и Батыгина, 1958, 1959; Коробова, 1961; Батыгина, 1962; Савина, 1964, 1965). Правда, у некоторых лилейных и орхидных тот же по существу процесс перехода спермия в покоящееся состояние под влиянием женской клетки принимает несколько иную форму (постмитотический тип оплодотворения), описанную в ряде работ (Герасимова-Навашина, 1951, 1962; Савина, 1964, 1965), но на этом в данной статье мы останавливаться не будем.

Все описанные выше процессы у *Crepis* начинаются при нормальных условиях через 20—30 минут после опыления, когда пыльцевые трубки попадают в зародышевые мешки, и заканчиваются в течение 60—90 минут после опыления или немного ранее. Как уже сказано, наши исследования показали, что при низких температурах все процессы сильно задерживаются, а также часто отклоняются от их нормального хода, и чем ниже температура, тем сильнее действие ее отражается на морфологии процесса, приводя к иным физиологическим результатам.

Перейдем к рассмотрению этих процессов, начиная с момента проникания в зародышевый мешок пыльцевой трубки.

Скорость прохождения спермиев через синергиду в нормальных условиях обычно высока, так что уже через 30 минут после опыления увидеть их в районе разрушенной синергиды, как правило, не удается (в это время здесь можно лишь иногда обнаружить спермии дополнительных пыльцевых трубок); нормальное расхождение спермиев, как уже говорилось, начинается в промежутке между яйцеклеткой и центральной клеткой, вблизи самого глубокого места впадины последней, куда спермии вносятся изливвшимся содержимым пыльцевой трубки (см. таблицу-схему, *I*, *в*, *II*, *в*).



Рис. 1. Часть зародышевого мешка *Crepis capillaris*, в верхней части разрушенной синергиды остались спермии; наверху справа видно ядро неразрушенной синергиды (10 часов после опыления, температура 1°).

При пониженных температурах спермии часто не доходили до того места, откуда обычно начинается их расхождение, и обнаруживались в различных положениях. Часто наблюдалась задержка спермиев в области синергиды (в верхней ее части или несколько ниже), что, очевидно, свидетельствует об остаточном эффекте ослабления роста пыльцевых трубок под влиянием низких температур; в этих условиях они, по-видимому, не обладают тем тургором, который в нормальных условиях при активном росте пыльцевых трубок (после того, как лопнет их оболочка) позволяет им достаточно глубоко излить все содержимое и внести спермии между яйцеклеткой и центральной клеткой (где они занимают исходное положение, обеспечивающее нормальное протекание процесса двойного оплодотворения). Поэтому, когда пыльцевая трубка, ослабленная холодом, вносит спермии лишь в верхнюю часть синергиды, то они, видимо, не могут самостоятельно продвинуться глубже (в промежуток между яйцеклеткой и центральной клеткой) и остаются в синергиде (см. схему, *Iа*, *IIа* и рис. 1).

Во многих случаях мы наблюдали контакт или объединение с ядром яйцеклетки одного из спермиев, в то время как второй оставался в области разрушенной синергиды (рис. 2). Такое поведение спермиев, очевидно, является результатом того, что они были внесены в синергиду пыльцевой трубкой несколько глубже, чем в предыдущем случае, но все же не достигали промежутка между яйцеклеткой и центральной клеткой. Освобождение спермиев от цитоплазмы, по-видимому, происходило здесь нормально, и они расходились в силу митотического отталкивания, однако при расхождении спермиев из этого положения, как можно видеть на схеме (см. схему, *I*, *IIб*), один спермий попадает в яйцеклетку, другой неизбежно остается в синергиде.

К этим ненормальным исходным положениям спермиев в зародышевом мешке, обусловленным пониженной активностью пыльцевых трубок, присоединяется дальнейший эффект охлаждения, а именно — замедление движения спермиев или даже прекращение их расхождения (взаимного

отталкивания) и дальнейшего передвижения в женских клетках; как следствие этого, контакт спермиев с женскими ядрами нередко полностью отсутствовал. Это, возможно, объясняется неспособностью спермиев в условиях данного опыта пройти те превращения, которые они должны претерпеть в зародышевом мешке, прежде чем смогут вступить в женские клетки. В наших экспериментах нередко можно было видеть, что спермии, даже достигшие нормального исходного положения, дольше обычного оставались в промежутке между женскими клетками, а иногда даже вообще не могли проникнуть в последние (рис. 3), так как указанные превращения, по-видимому, происходили недостаточно быстро или вообще не имели места.

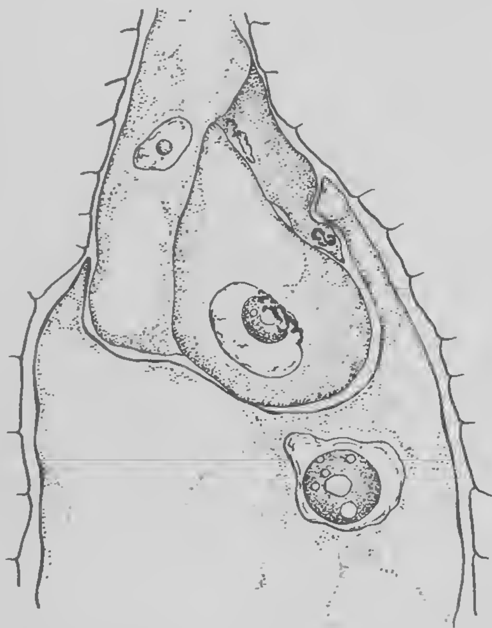


Рис. 2. Верхняя часть зародышевого мешка *Crepis capillaris.* Один из спермиев расправляется на ядре яйцеклетки, второй остался в синергиде. Слева — неразрушенная синергида (10 часов после опыления, температура 1°).

Все эти факты нарушения движения спермиев в зародышевом мешке еще раз свидетельствуют о том, что они попадают в женские клетки действительно только в силу взаимного отталкивания, однако должным образом подготовленного и организованного. Спермии сразу попадают непосредственно к женским ядрам только тогда, когда они занимают в зародышевом мешке совершенно определенное исходное положение на линии, совпадающей с полярной осью яйцеклетки (на которой расположены женские ядра). Чем сильнее нарушено это условие, тем сильнее отклонение и в прохождении последующего процесса.

Погружение спермиев в женские ядра и дальнейшее объединение с последними при пониженных температурах также отличалось от нормы и все в том же отношении: вначале более замедленным протеканием процессов, а в дальнейшем их полной остановкой.

При пониженной температуре спермий, придя в контакт с женским ядром, медленнее, чем обычно, расправляется на его поверхности, а иногда и вообще не может расправиться; чаще всего это бывает со спермием, объединяющимся с ядром центральной клетки (рис. 4, 5, 6). По-видимому, прохождение спермиев через оболочки женских ядер здесь затруднено и задерживается, так же как тормозятся и все последующие процессы, очевидно, основанные на взаимодействии половых ядер. Отмеченное нами вначале угнетающее влияние низких температур на женские клетки играет здесь, возможно, решающую роль.

В нормальных условиях объединение спермия с центральным ядром идет обычно значительно быстрее, чем с ядром яйцеклетки. В опыте мы наблюдали это лишь в единичных случаях (рис. 7); возможно, задержка процессов в центральной клетке (рис. 8—11) свидетельствует о более сильном влиянии на эту клетку пониженных температур, являясь показателем ее иного физиологического состояния по сравнению с яйцеклеткой.

Внутри женских ядер распадение ядер спермиев на составляющие их хромосомы при пониженной температуре происходит с большим трудом; образование ядрышка и деспирализация хромосом задерживаются. Ядрышки появлялись лишь спустя много времени после вхождения спермиев в зародышевый мешок, не ранее чем через 4 часа после опыления при 8° (рис. 9) и через 6 часов после опыления при 5 и 1°. Однако даже в этих редких случаях полной деспирализации хромосом с исчезновением реакции Фёльгена в спермиях, как правило, не наблюдалось. Чаще мы видели сильно поврежденные оплодотворенные ядра, неспособные к дальнейшему развитию.

Во многих случаях спермии вообще не могли расправиться на поверхности женских ядер (рис. 5), а иногда проникали в них, погружаясь только частично; в последнем случае они образовывали заметную выпуклость, в таком виде проходя неполные превращения (рис. 10).

В нормальных условиях оплодотворенные женские клетки тотчас же после объединения со спермиями, а возможно уже и в ходе самого объединения, переходят к дальнейшему развитию; совершенно несомненно, что оплодотворение изменяет их метаболические процессы и вскоре они начинают подготовку к делению. Это ясно вначале по их отношению к фиксирующим жидкостям, которое сильно изменяется, что связано, очевидно, с известным повышением вязкости цитоплазмы и ядер, готовящихся к делению. Прежде всего заметно лучше начинает фиксироваться первичное ядро эндосперма. Контур его выравнивается, оно увеличивается в размерах и обнаруживает определенную хроматизацию, в первую очередь вокруг своего также увеличившегося ядрышка (продукта слияния двух половых ядрышек). Эти процессы обычно наблюдаются, когда ядро прошло период синтеза ДНК (период S) и вступает в постсинтетический период (G_2) интерфазы митотического цикла. Одновременно цитоплазма центральной клетки приобретает специфическую организацию — начинает располагаться радиально вокруг ядра. Такие изменения длятся около 2—3 часов, после чего первичное ядро эндосперма вступает в профазу первого деления.

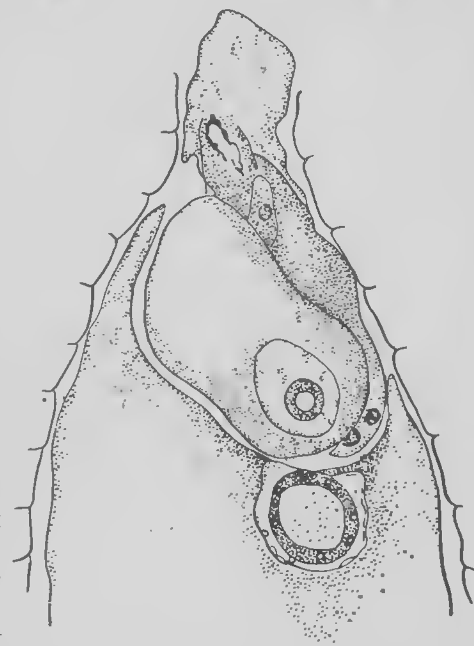


Рис. 3. Верхняя часть зародышевого мешка *Crepis capillaris.* Спермии в промежутке между яйцеклеткой и центральной клеткой (2 часа после опыления, температура 5°).

Одновременно с этими процессами зигота вырастает почти вдвое, а примерно через 5—6 часов после полного объединения половых ядер делится. Подготовку к этому делению можно наблюдать и ранее, за 2—3 часа до его наступления. Ко времени первого деления зиготы в эндосперме наступает уже второе деление. Следовательно, через 8—9 часов после объединения половых ядер, как правило, уже имеются 4-ядерный эндосперм и 2-клеточный проэмбрио.

Как упоминалось выше, при низких температурах дальнейшего развития женских клеток не происходит, хотя они и несут признаки оплодотворения, иногда достигая, как мы видели, довольно поздних фаз (образование мужского ядрышка). Первичное ядро эндосперма не обнаруживает признаков дальнейшего развития (за исключением одного случая, когда при 8° оно оказалось в профазе деления через 8 часов после опыления и в этот зародышевый мешок проникли две дополнительные пыльцевые трубки). Зигота иногда обнаруживает некоторые признаки роста, что является, очевидно, ответом на специфическое действие пыльцевой трубки (Герасимова-Навашина, 1962), содержащей физиологически активные вещества (Цингер и Поддубная-Арнольди, 1956); но рост этот значительно слабее, чем в норме. Оплодотворенные ядра при пониженной температуре, как правило, повреждены, и нормальный синтез в них невозможен. Зигота

и клетка зачатка эндосперма сильно обедняются цитоплазматическим содержимым, они прекращают свои нормальные функции, обнаруживая признаки старения (рис. 11).

Таким образом, через 10 часов после опыления, а тем более через 24 часа, когда в нормальных условиях уже имеется многоклеточный зародыш, при низких температурах оплодотворенные женские клетки выглядят опустошенными вследствие обеднения цитоплазмой; теряют видимые структуры и их ядра, хотя кое-где в них еще заметны следы «недоспирализовавшихся» хромосом спермиев.

Итак, мы видели, что при пониженных температурах ход полового процесса у *Crepis capillaris* нарушается; пыльцевые трубки не достигают

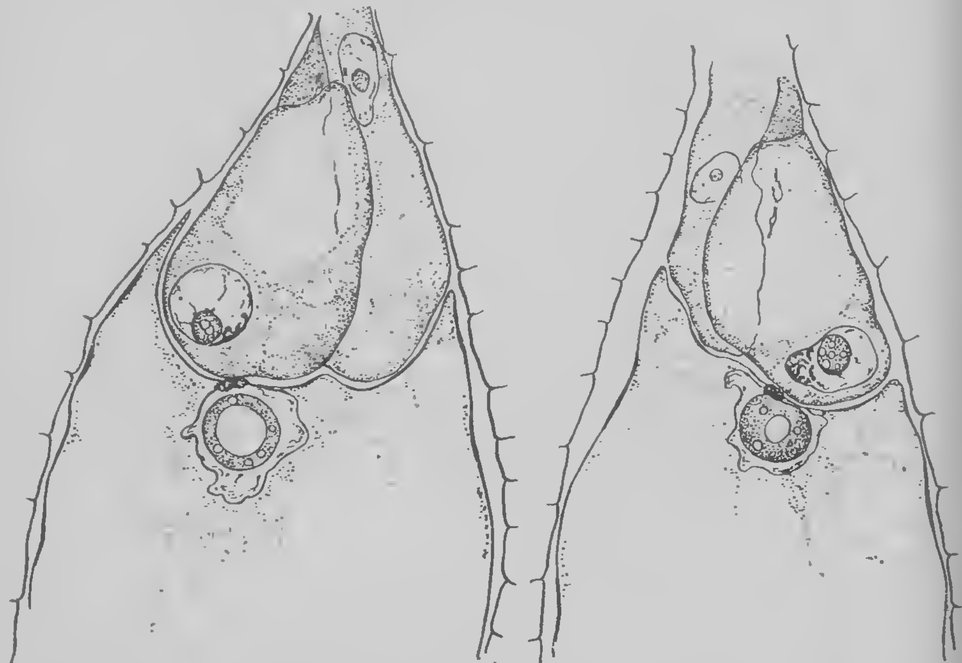


Рис. 4. Верхняя часть зародышевого мешка *Crepis capillaris*. Один из спермиев расправляется на ядре яйцеклетки, второй еще не начал расправляться на ядре центральной клетки (2 часа после опыления, температура 1°).



Рис. 5. Верхняя часть зародышевого мешка *Crepis capillaris*. Один из спермиев объединяется с ядром яйцеклетки, второй находится на поверхности ядра центральной клетки (10 часов после опыления, температура 1°).

зародышевых мешков, спермии передвигаются не всегда синхронно, прохождение фаз оплодотворения задерживается, митозы в оплодотворенных женских клетках не наступают. Эти нарушения наблюдаются при 1 и 5° и несколько менее выражены при 8°. Известно, что температура влияет на жизнедеятельность протопласта через вызываемое ею изменение его физико-химического состояния и скорости биохимических реакций. Поэтому наши результаты вполне укладываются в рамки существующего представления о том, что указанные процессы имеют фундаментальное значение для полового процесса и даже для специфики его прохождения.

Наши наблюдения показывают, что хотя при понижении температуры половой процесс в целом нарушается, отдельные его звенья испытывают нарушения в различной степени, вероятно, в связи с характером тех частных процессов, которые являются в них ведущими; так, например, пыльцевые трубки уже не могут расти при таких температурах (8, 5, 1°), при которых движение спермиев к женским ядрам еще происходит. Для развития же зиготы и эндосперма снова требуется более высокая температура. Это, возможно, имеет некоторое приспособительное значение при наличии суточных колебаний температуры, так как на понижение температуры половой процесс не отвечает как единое целое; если после прохождения прогамной фазы наступает похолодание, то еще возможно прохождение гаметогамной фазы, подготовляющей дальнейшее развитие, которое сможет возобновиться при новом повышении температуры.

Имеются данные (Гриф, 1963), что митозы в меристеме корней *C. capillaris* возможны еще при 4°. Результаты наших экспериментов (в которых митозы в оплодотворенных клетках не наступали даже при 8°) можно было бы истолковать в том смысле, что репродуктивные клетки более чувствительны к низким температурам, чем соматические. Однако было бы необоснованным сразу принять, что это различие в их поведении есть следствие особой «половой» конституции. В самом деле, в нашем опыте половые клетки заведомо подвергались действию низких температур, начиная с определенного периода клеточного цикла, по-видимому, с конца периода M у спермия и с более позднего периода — интерфазы у женских клеток. В отличие от этого, в корневой меристеме ее многочисленные клетки, конечно, находятся в разных периодах митотического цикла; следовательно, можно предположить, что отдельные клетки меристемы корня, когда они подвергались охлаждению, уже были вполне подготовлены к делению. В настоящее время уже имеются данные такого рода (Vant Hof, 1966; Davidson, 1966; Богданов, 1967), показывающие разнородность клеток меристемы корней *Pisum* в отношении их готовности к вступлению в митоз.



Рис. 6. Верхняя часть зародышевого мешка *Crepis capillaris*. Один из спермиев объединяется с ядром яйцеклетки (видно довольно большое ядрышко спермия), второй начинает объединяться с ядром центральной клетки (8 часов после опыления, температура 5°).



Рис. 7. Верхняя часть зародышевого мешка *Crepis capillaris*. Один из спермиев объединяется с ядром яйцеклетки, второй — с ядром центральной клетки (видно большое ядрышко спермия, 6 часов после опыления, температура 8°).

Что касается прохождения самого митоза, застигнутого низкими температурами, то показано (Гриф, 1963), что у *C. capillaris* он может продолжаться при таких температурах, при которых новые митозы начаться уже не могут. Эти данные совпадают с многочисленными литературными данными (Залкинд, 1966), показывающими, что митозы при пониженных температурах (как и при некоторых других воздействиях), раз начавшись, доходят, хотя и в замедленном темпе, как бы «автоматически», до конца, но вступление в новый митотический цикл при тех же условиях уже невозможно. В наших опытах мы также наблюдали, что при пониженных температурах спермии, хотя и замедленно передвигаются в за-

родышевом мешке, проникают в женские ядра и заканчивают (правда, с большой задержкой) свой митотический цикл, что видно по выделению ядрышка, однако начать новый митотический цикл оплодотворенная система уже не в состоянии. Отсюда следует, во-первых, что движение спермиев при оплодотворении, как и предполагается митотической гипотезой двойного оплодотворения, по своей природе сходно с движениями в митозе, хотя и проявляется здесь в очень своеобразной форме; во-вторых, что известные сейчас различия в чувствительности периодов митотических циклов к тому или иному воздействию (Епифанова, 1967) необходимо связывать со специфическим отношением определенных структур клетки к условиям среды, при которых тот или другой физико-химический и биохимический фактор может стать решающим в определенный момент осуществления данного периода цикла. В самом деле, в нашем случае спермии заканчивают свой митотический цикл, вступая в интерфазу (G_1) внутри женских ядер, что обнаруживается по выделению ими ядрышка, но, по-видимому, и этот период при температурах нашего опыта они полностью пройти не могут (период деспирализации хромосом с полным исчезновением реакции на ДНК). Следовательно, они не могут полностью вступить в синтетический период интерфазы (S), хотя, как показано в последнее время (Гриф, 1966) на клетках меристемы корней *C. capillaris*, даже при температурах, близких к 0°, в ядрах этих клеток осуществляются биохимические процессы, связанные с синтезом белков и ДНК.



Рис. 8. Верхняя часть зародышевого мешка *Crepis capillaris*. Один спермий объединяется с ядром яйцеклетки (видно небольшое ядрышко спермия), второй начинает объединяться с ядром центральной клетки (8 часов после опыления, температура 8°).

Эта затрудненная деспирализация в женском ядре *Crepis* хромосом спермия (столь долго пребывающего после своего возникновения в состоянии сильнейшей дегидратации хромосомного материала), требующая для осуществления более высоких температур, чем при митозах в вегетативных клетках, возможно, и составляет одну из специфических черт оплодотворения; этим митотические явления в данном процессе, видимо, и отличаются от обычных, протекающих в меристеме.

Далее необходимо подчеркнуть обнаружившуюся большую однозначность отклонений поведения половых клеток при всех примененных температурах. Во всем интервале температур опыта мы могли наблюдать как минимальное развитие процесса оплодотворения (спермии, задержавшиеся в синергиде), так и максимальное его продвижение (образование спермиями ядрышка внутри женского ядра и начальные фазы роста зиготы). Правда, при 8° фазы этого процесса проходили несколько быстрее, и рост зиготы был сильнее. Однако наблюдавшееся широкое варьирование морфологических картин при одной и той же температуре, с одной стороны, и сходство их при разных температурах, с другой, несомненно свидетельствуют о большой генетической разнородности гамет, отражающейся в их столь различном поведении.

В этом варьировании свойств гамет обнаруживается замечательный параллелизм с результатами опытов по отдаленной гибридизации видов *Crepis*, где также выявился широкий размах индивидуальных отклонений в поведении гамет, что обусловливает очень низкий процент образований гибридных семян (Герасимова, 1933; Навашин, 1934б; Долгова-Хведынич, 1967). Очевидно, и при отдаленной гибридизации, из-за несоответствующих природе спермиев физико-химических и биохимических условий внутри зародышевого мешка, только единичные гаметы дают начало жизнеспособным гибридным зиготам (см. также данные для злаков — Ху Хань, 1959; Батыгина, 1966; для хлопчатника — Беляева, 1964). Как известно, некоторые комбинации скрещиваний у ряда растений всегда безуспешны и, как показала Н. С. Беляева для некоторых видов хлопчатника, это обусловлено полной невозможностью для зиготы приступить к делению, несмотря на совершившееся объединение гамет.

Следует отметить, что даже в нормальных условиях сходные отклонения в поведении гамет у видов *Crepis*, хотя и в редчайших случаях, также имеют место. Большинство из них заключается в нарушениях движения спермиев к женским ядрам (задержка спермиев в синергиде, нарушение синхронности их движений). Однако в нормальных условиях, попав в женские ядра, спермии никогда не останавливались на той же фазе развития, как при действии пониженных температур; правда, в нормальных температурных условиях обнаруживалось изредка (и очень часто при отдаленной гибридизации) полное выпадение дальнейшего развития обеих оплодотворенных женских клеток или одной из них: так, отмечено начало развития зародыша без развития эндосперма или, наоборот, развитие эндосперма без зародыша (Герасимова, 1933; Долгова-Хведынич, 1967). Однако при всех использованных нами пониженных температурах процесс, как мы видели, всегда доходил до одной и той же фазы митотического цикла, а именно оплодотворенные клетки едва вступали в пресинтетический период интерфазы, но все же не могли его завершить и полностью достигнуть периода S, т. е. того метаболического состояния, которое необходимо для синтеза цитоплазмы и новых ядерных нуклеопротеидов. Следовательно, в таких условиях не могла организоваться единая метаболическая система из двух основных компонентов клетки — «работающего» ядра и «деятельной» цитоплазмы, необходимая для дальнейшего развития, которое здесь и было полностью остановлено.

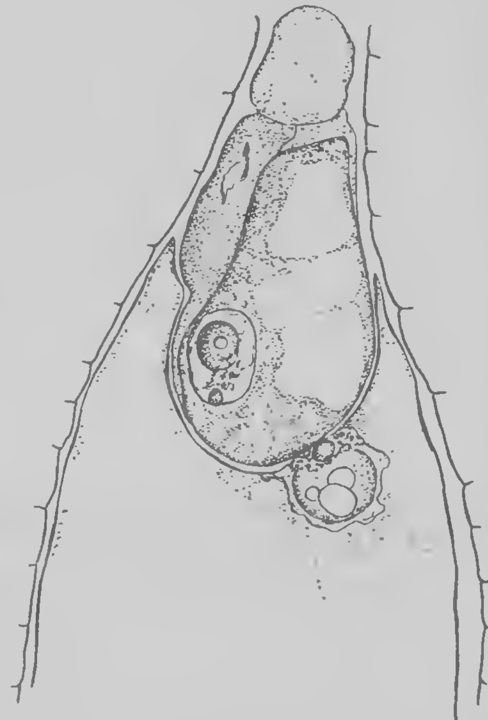


Рис. 9. Верхняя часть зародышевого мешка *Crepis capillaris*. Объединение спермиев с ядрами яйцеклетки и центральной клетки. В обоих случаях спермии выделили ядрышки (4 часа после опыления, температура 8°).

Мы полагаем, что проделанная нами работа, являющаяся первой попыткой экспериментального изучения процесса оплодотворения у цветковых, имеет существенное методическое значение, так как, помимо возможности более глубокого анализа этого сложного явления, даст новый способ исследования ряда других общецитологических вопросов. В первую очередь это касается получения более надежного объекта для исследования жизненного цикла клетки, так как анализу каждый раз

подвергается совершенно определенная клетка, что имеет большие преимущества перед изучением той же проблемы на клеточных популяциях.

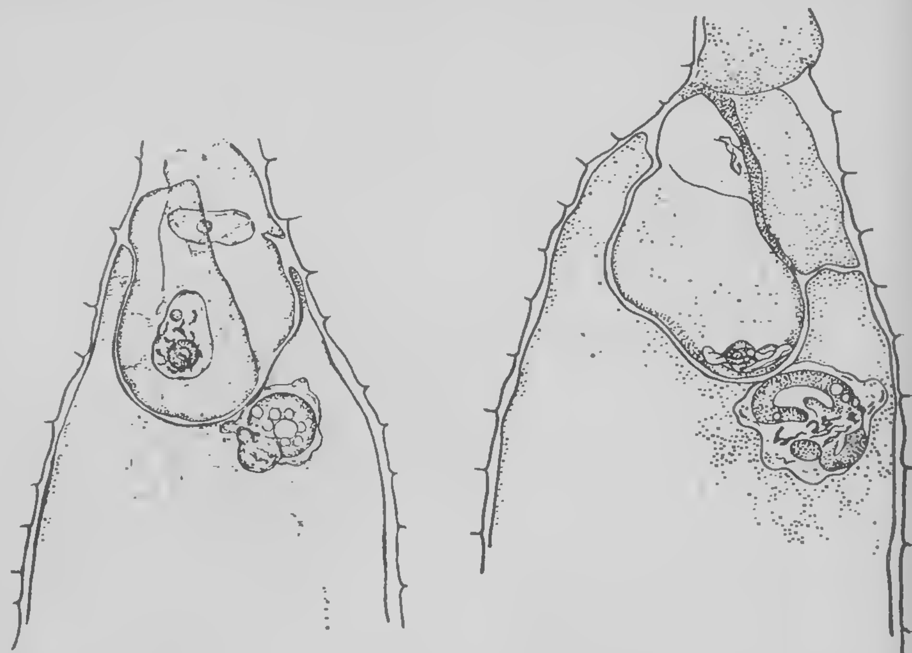


Рис. 10. Верхняя часть зародышевого мешка *Crepis capillaris*. Объединение спермиев с женскими ядрами. В центральной клетке спермий образует выпуклость (4 часа после опыления, температура 8°).

Рис. 11. Верхняя часть зародышевого мешка *Crepis capillaris*. Объединение спермиев с женскими ядрами. В ядре центральной клетки видно ядрышко спермия (10 часов после опыления, температура 1°).

ЛИТЕРАТУРА

Батыгина Т. Б. (1961). Изменение мужских гамет в ходе оплодотворения ДАН СССР, 137. — Батыгина Т. Б. (1962). Процесс оплодотворения у пшеницы. Тр. БИН АН СССР, сер. VII, 5. — Батыгина Т. Б. (1966). Процесс оплодотворения при отдаленной гибридизации в роде *Triticum* L. Бот. журн., 10. — Беляева Н. С. (1964). Процесс оплодотворения у хлопчатника (*Gossypium barbadense* L.). Канд. диссерт. БИН АН СССР, Л. — Богданов Ю. Ф. (1967). Синтез ДНК и состав клеточной популяции в зародышах в связи с типами хромосомных мутаций (на примере *Pisum sativum*). Автореферат канд. диссерт. — (Герасимова Е.). Gerassimova H. (1933). Fertilization in *Crepis capillaris* (L.) Wall. Cellule, 42. — Герасимова-Навашина Е. Н. (1947а). Морфологические данные о цитоплазме мужского гаметофита у *Crepis*. ДАН СССР, 56. — Герасимова-Навашина Е. Н. (1947б). О развитии и строении спермиев у *Crepis*. ДАН СССР, 56. — Герасимова-Навашина Е. Н. (1947в). О поведении спермиев в пыльцевой трубке у *Crepis*. ДАН СССР, 57. — Герасимова-Навашина Е. Н. (1947 г). Митотическая гипотеза двойного оплодотворения. ДАН СССР, 57. — Герасимова-Навашина Е. Н. (1951). Пыльцевое зерно, гаметы и половой процесс у покрытосеменных. Тр. БИН АН СССР, сер. VII, 3. — Герасимова-Навашина Е. Н. (1954а). Двойное оплодотворение у покрытосеменных растений, его природа и происхождение. Докт. диссерт. БИН АН СССР, Л. — Герасимова-Навашина Е. Н. (1954б). Развитие зародышевого мешка, двойное оплодотворение и происхождение покрытосеменных. Бот журн., 5. — Герасимова-Навашина Е. Н. (1962). Цитологические данные о стимуле к развитию клеток зародышевого мешка. Тр. БИН АН СССР, сер. VII, 5. — Герасимова-Навашина Е. Н. и Т. Б. Батыгина. (1958). Оплодотворение у *Scilla sibirica* Andr. Бот. журн., 7. — Герасимова-Навашина Е. Н. и Т. Б. Батыгина. (1959). О ходе слияния половых ядер при оплодотворении у злаков. ДАН СССР, 124. — Гриф В. Г. (1963). Действие низких температур на митоз и хромосомы растений. Цитология, 5, 4. — Гриф В. Г. (1966). О возможности синтеза нуклеиновых кислот и белка при низких температурах. Цитология, 8, 5. — Долгова-Хведынич О. А. (1967). Процесс оплодотворения при отдаленной гибридизации у видов рода *Crepis*. Бот. журн., 6. — Епифанова О. И. (1967). О периодах митотического цикла и этапах повышенной чувствительности к воздействиям. Цитология, 9, 9. — Залкинд С. Я. (1966). Регуляция процессов репродукции клеток. В кн.: Руководство по цитологии, II. — Коробова С. Н. (1959). О ходе оплодотворения у кукурузы (*Zea mays* L.). ДАН СССР, 127. — Коробова С. Н. (1961). Микроспорогенез и развитие пыльцевого зерна у кукурузы. ДАН СССР, 136. — Навашин М. С. (1934а). Методика цитологического исследования для селекционных целей. — (Навашин М. С.). Navashin M. (1934б). Chromosome alterations caused by hybridization and their bearing upon certain general genetic problems. Cytologia, 5. — (Навашин С. Г.). Navaschin S. G. (1910). Nähres über die Bildung der Spermakerne bei *Lilium martagon*. Ann. Jard. Bot. Buitenz., 3 Suppl., 2. — Поддубная-Арнольди В. А. (1958). Исследование процесса оплодотворения у некоторых покрытосеменных растений на живом материале. Бот. журн., 2. — Савина Г. И. (1964). Оплодотворение у *Cypripedium calceolus* L. Бот. журн., 9. — Савина Г. И. (1965). Развитие половых элементов и процесс оплодотворения у некоторых видов *Orchis*. Бот. журн., 1. — Ху Хань. (1959). Цитоэмбриологическое и цитохимическое исследование процесса оплодотворения у пшеницы (*Triticum vulgare*), ржи (*Secale cereale*) и гибридов между ними (*Triticum vulgare*×*Secale cereale*). Канд. диссерт. ЛГУ. — Цингер Н. В. и В. А. Поддубная-Арнольди. (1956). К вопросу о физиологической роли каротиноидов в генеративных органах высших растений. ДАН СССР, 110. — Davidson D. (1966). The onset of mitosis and DNA synthesis in roots of germinating beens. Amer. Journ. Bot., 53, 5. — Vant Hof J. (1966). Experimental control of DNA synthesizing and dividing cells in excized root tips of *Pisum*. Amer. Journ. Bot., 53.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 17 IV 1967).

SUMMARY

The course of the double fertilization in *Crepis capillaris* (L.) Wallr. at +1°, 5° and 8° C was studied. It was found that at these temperatures the pollen tubes failed to reach the embryo sacs. If the temperature treatment but slightly preceded the penetration of the pollen tubes into the embryo sacs, the sperms brought into the latter, but the subsequent course of fertilization was considerably disturbed; this disturbance was the stonger, the lower was the temperature and the longer was the exposure.

The deviations from the normal course of fertilization exhibited a series of diverse conditions from the arrot of the sperm movement within the embryo sacs to a strong impediment of their union with the female nuclei.

From the analysis of a great number of such abnormalities a conclusion was drawn that the effect of low temperatures on the fertilization is primarily the inhibition of both the physicochemical and the biochemical processes involved therein. This effect was more pronounced with respect to the phenomena based on biochemical processes. Thus, although the sperms did penetrate into the female cells, their penetration was often considerably delayed and more or less asynchronous. They came into contact with the female nuclei, but the union with the latter was greatly delayed and frequently failed.

In terms of Gerassimova-Navashina's mitotic theory on double fertilization (1947) it migth be assumed that under these circumstances the sperm nuclei could not accomplish their mitotic cycle within the female nuclei (the despiralization of their chromosomes was not completed and no normal nucleoli were formed) and the entire system of the fertilized female cells was not capable of attaining the stage of their metabolism when the synthesis of new substances necessary for the further development becomes possible. As a consequence, no divisions of the zygote and of the endosperm primordium can take place, and the development of the whole system is ceased.

УДК 581.3 : 631.523 : 582.951

В. П. Банникова

НАРУШЕНИЯ В ЭМБРИОГЕНЕЗЕ ПРИ ОТДАЛЕННОЙ ГИБРИДИЗАЦИИ ТАБАКОВ — *NICOTIANA PANICULATA* L. × *N. RUSTICA* L.

С 2 таблицами рисунков

V. P. BANNIKOVA. DISTURBANCES IN THE EMBRYOGENESIS RESULTING FROM THE REMOTE INTERSPECIFIC HYBRIDIZATION OF *NICOTIANA* SPECIES. — *N. PANICULATA* L.×*N. RUSTICA* L. (*SOLANACEAE*)

Получение жизнеспособных семян при гибридизации даже относительно близких видов сопряжено с большими трудностями, так как формирование зародыша и эндосперма сопровождается рядом нарушений, в результате чего образуются нежизнеспособные семена.

О природе нарушений в зародыше и эндосперме существует ряд гипотез. Согласно некоторым из них, плохое развитие семян обусловливается нарушением числовых отношений между хромосомами материнского организма, эндосперма и зародыша (Watkins, 1932; Müntzing, 1933; Valentine, 1955, и др.). В более поздних работах стерильность гибридных семян связывают с различными физиологическими нарушениями в системе зародышевого мешка (Модилевский, 1950; Худяк, 1963, и др.). При отдаленной гибридизации в сем. Пасленовых одновременно с нарушениями в развитии эндосперма и зародыша наблюдается разрастание интегументального тапетума — эндотелия (Cooper a. Brink, 1940, 1945; Satina и др., 1950; Lee a. Cooper, 1958, и др.). Было высказано предположение, что чрезмерное разрастание материнской ткани (эндотелия) препятствует притоку питательных веществ в эндосперм, который голодает и гибнет, а затем наступает гибель всего семени. Данное явление Бринк и Купер назвали соматопластической стерильностью и пытаются объяснить ею все случаи аномалий в эндосперме при отдаленной гибридизации. Даже при гибридизации злаков дегенерацию эндосперма эти авторы (Brink a. Cooper, 1944) связывают с нарушениями в развитии материнской ткани (антипод). Однако в других исследованиях не было обнаружено различий в развитии материнской ткани гибридной и негибридной зерновки (Wakakuwa, 1934; Thompson a. Johnston, 1945; Morrison, 1955, и др.). Отсюда было сделано заключение, что эндосперм разрушается либо в результате хромосомальных аномалий, либо в силу неблагоприятных взаимодействий между материнским растением и гибридной тканью. М. И. Худяк (1964) обнаружила при отдаленной гибридизации пшеницы интенсивный рост хлорофиллоносного слоя; она полагает, что его усиленный рост подобен разрастанию эндотелия при отдаленной гибридизации пасленовых. В хлорофиллоносном слое, по ее мнению, накапливаются или вырабатываются вещества, которые вызывают его разрастание, а их отсутствие в зародышевом мешке ведет к аномальному развитию эндосперма и зародыша.

Однако имеются данные, что гибель гибридного эндосперма не всегда сопровождается разрастанием материнской ткани. Так, при отдаленной гибридизации люцерны гибель эндосперма может наступать еще до того, как в интегументальном слое появляются первые признаки нарушений (Ledingham, 1940). При отдаленной гибридизации хлопчатника с прекращением роста эндосперма рост интегумента также останавливается (Weaver, 1957). При отдаленной гибридизации примул в семяпочках с разросшимся эндотелием развивался эндосперм; образующиеся семена были жизнеспособными. При реципрокных скрещиваниях ранняя гибель эндотелия сопровождалась гибелью эндосперма (Woodell, 1960). С другой стороны, известно много случаев разрастания эндотелия в семяпочках, в которых не произошло оплодотворения и содержимое которых дегенерировало. При этом наблюдается большое морфологическое сходство таких семяпочек с семяпочками, образующимися при отдаленной гибридизации. Подобные явления известны для картофеля (Williams, 1955; Рыбченко, 1964) и томатов (Rick, 1946; Рыбченко, 1959).

Таким образом, высказываются самые разнообразные точки зрения о причинах гибели гибридных семян. Подавляющее большинство авторов, изучавших отдаленную гибридизацию пасленовых, первопричиной гибели гибридных семян считают разрастание эндотелия. Исследователи, проводившие отдаленные скрещивания других культур, не разделяют этой точки зрения.

Мы изучали процесс оплодотворения и эмбриогенез при опылении *Nicotiana paniculata* пыльцой *N. rustica*. В литературе имеются противоречивые сведения об этой комбинации скрещивания. Одни авторы утверждают, что подобные гибриды можно получить (East, 1928; Поддубная-Арнольди и Лодкина, 1945, и др.), другие пишут, что это скрещивание удается с трудом либо совсем безрезультатно (Singleton, 1932; Костов и Прокофьева, 1935, и др.). Нами за три года работы только однажды был получен жизнеспособный межвидовой гибрид.

Кастрированные цветки *N. paniculata* мы опыляли пыльцой, собранной с растений данного вида, и пыльцой махорки сорта 'Хмелевка', фиксировали жидкостями Навашина, Модилевского и Карнуа в период с 6 часов до 25 суток после опыления. Методика изготовления постоянных препаратов была обычной. Срезы делали толщиной 10—16 μ, окрашивали по способам Модилевского и Фёльгена. Контрольные препараты не подвергали гидролизу, а другие обрабатывали в течение 15—20 минут 5%-й трихлоруксусной кислотой при 90°.

Оплодотворение и эмбриогенез при самоопылении

У *N. paniculata*, как и у других табаков, деление генеративной клетки происходит в пыльцевой трубке. Через 6 часов после опыления в растущих по столбику пестика пыльцевых трубках можно наблюдать все стадии деления генеративной клетки. Чаще всего встречаются метафаза митоза и уже сформированные клетки-спермии. В делящейся генеративной клетке при использованных нами фиксаторах и методах окраски ни разу не удавалось наблюдать нитей ахроматинового веретена. При делении генеративной клетки отсутствие волокон веретена или ограниченное их развитие отмечали многие исследователи (Навашин, 1910; Транковский, 1939, и др.). Рядом с делящейся генеративной клеткой мы не наблюдали и вегетативного ядра. Вегетативное ядро обнаруживается лишь около образовавшихся клеток-спермиев. При окраске по Модилевскому вегетативное ядро хорошо красится основным фуксином. При применении реакции Фёльгена близ хорошо красящихся спермиев удается наблюдать слабо окрашенные структуры, напоминающие по своей форме вегетативное ядро в пыльцевых трубках, окрашенных по Модилевскому.

Спермии *N. paniculata* имеют относительно крупные ядра с четко выраженной структурой, окруженные небольшим количеством цитоплазмы. Для других представителей рода *Nicotiana* также характерно образование двух клеток спермиев (Сарана, 1934; Модилевский, 1936; Goodspeed, 1947; Банникова, 1965б, и др.). Иногда спермии принимают другую

форму — они вытянуты или изогнуты, и в этом случае интенсивно красятся. В пыльцевых трубках, входящих в плаценту, нам никогда не удавалось наблюдать подобных спермиев; вероятно, эти спермии находятся в стадии дегенерации.

Зрелый зародышевый мешок *N. paniculata* состоит из яйцевого аппарата, центральной клетки с двумя полярными ядрами, которые к моменту оплодотворения обычно сливаются, и трех антипод (табл. I, *1*). Характерна яйцеклетка с крупным ядром, погруженным в пристенный слой цитоплазмы, и большой вакуолью, расположенной ближе к микропиле. У синергид ядра находятся в их базальной части, большая вакуоль располагается в апикальном конце. В цитоплазме близ ядра яйцеклетки имеются типичные для *Nicotiana* тельца (Модилевский, 1936, и др.), сильно красящиеся основным фуксином, по Модилевскому, и остающиеся бесцветными при окраске по Фёльгену. При окраске метилгрюн-пиронином эти образования, называемые иногда эргастическими тельцами, интенсивно окрашиваются пиронином, что, вероятно, свидетельствует о присутствии в них РНК. Н. Т. Кахидзе (1954), обнаружив и изучив подобные структуры в яйцеклетке томатов, пришла к выводу, что в их состав входит РНК. При окраске бром-феноловым синим (после фиксации смесью Ньюкамера) в нашем опыте эргастические тельца интенсивно красились в синий цвет; это указывает на присутствие в них белка. Таким образом, можно предположить, что эргастические тельца состоят из рибонуклеопротеидов. Местоположение этих телец рядом с ядром и состав этих структур, должно быть, свидетельствуют об их участии в метаболических процессах яйцеклетки, зиготы и зародыша. У *N. paniculata* нуцеллус рано исчезает, а внутренний слой интегумента, прилегающий к полости зародышевого мешка, дифференцируется в интегументальный тапетум или эндотелий. Клетки его отличаются по форме и размеру от клеток остальных слоев интегумента. Несколько клеток нуцеллуса сохраняется лишь в халазальном конце зародышевого мешка. Эти клетки очень бедны цитоплазмой, имеют крупные дегенерирующие ядра.

В зрелых зародышевых мешках ядра яйцеклетки и синергид дают положительную нуклеальную реакцию (при реакции Фёльгена), полярные ядра обычно Фёльген-отрицательны, ядра антипод и вегетативных клеток окрашиваются интенсивно.

Двойное оплодотворение происходит через 24—48 часов по премитотическому типу (Герасимова-Навашина, 1954). Пыльцевая трубка проникает в зародышевый мешок чаще всего через одну из синергид; содержимое ее интенсивно красится. В синергиде, в которую изливается содержимое пыльцевой трубки, обнаруживаются два х-тела, которые хорошо красятся основным фуксином и дают отчетливо выраженную нуклеальную реакцию. После оплодотворения формируется типичная для *Nicotiana* зигота (табл. I, *2*). Большая вакуоль исчезает, вся зигота заполняется однородной цитоплазмой с ярко окрашенными тельцами. В зародышевом мешке сначала делится первичное ядро эндосперма и формируется клеточный эндосперм, первые четыре клетки его располагаются одна над другой (табл. I, *2*). Первое деление зиготы происходит между 3 и 4 сутками после опыления (табл. I, *3*). Через 5 суток формируется 3-клеточный зародыш, эргастические тельца располагаются во всех клетках проэмбрио (табл. I, *4*). Эндосперм состоит из крупных, сильно вакуолизированных клеток. Через 8 суток формируется округлый многоклеточный зародыш. Эргастические тельца располагаются теперь только в клетках подвеска и полностью отсутствуют в клетках зародыша, в том числе и прилегающих к подвеску. Клетки эндосперма становятся меньше, количество цитоплазмы у них увеличивается, в некоторых клетках появляются отдельные капли запасного белка. Через 10 суток начинается дифференциация зародыша (табл. I, *5*). Зародыш теряет округлую форму, апикальная часть его становится плоской, затем появляются семядоли. В эндосперме также отмечается дифференциация разных слоев клеток. Периферический слой состоит из вытянутых, слегка уплощенных клеток с густым цитоплазма-

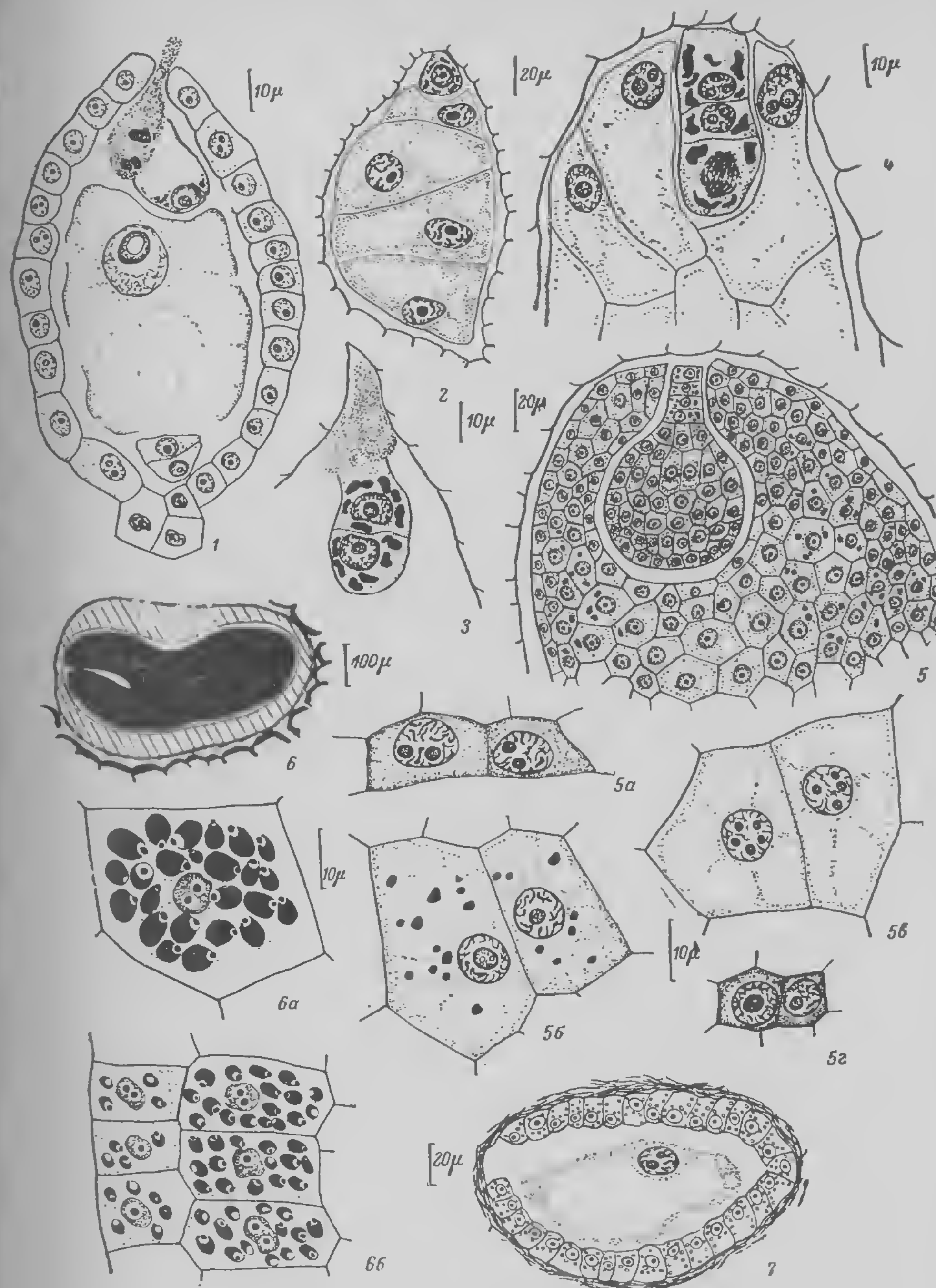


Таблица I

Оплодотворение и эмбриогенез при самоопылении *Nicotiana paniculata* L.

1 — зрелый зародышевый мешок, оплодотворение через 48 часов после опыления; *2* — зигота и 4-клеточный эндосперм, трое суток после опыления; *3* — 2-клеточный проэмбрио, 4-е сутки после опыления; *4* — 5-суточный зародыш; *5* — 10-суточный зародыш, начало дифференциации; *5а* — клетки периферического слоя эндосперма; *5б* — клетки эндосперма, лежащие под периферическим слоем; *5в* — центральные клетки эндосперма; *5г* — клетки 10-суточного зародыша; *6* — 25-суточный зародыш; *6а* — клетки эндосперма, заполненные алейроновыми зернами; *6б* — клетки зародыша с алейроновыми зернами, в периферических клетках алейроновых зерен меньше; *7* — разрастание эндотелия в результате гибели содержимого зародышевого мешка.

тическим содержимым, капли запасного белка там в этот период отсутствуют (табл. I, *5а*). Субпериферический слой состоит из крупных клеток с каплями запасного белка (табл. I, *5б*); центральная часть эндосперма близ зародыша заполнена клетками с большими вакуолями и без запасного белка (табл. I, *5в*). В клетках зародыша в это время нет ни крахмала, ни белковых капель (табл. I, *5г*). Через 15 суток семядоли зародыша достигают значительных размеров. Клетки эндосперма и зародыша заполнены каплями запасного белка, исключение составляет периферический слой эндосперма, где белок в это время еще не обнаруживается. Через 20—25 суток заканчивается дифференциация зародыша, формируется нормальное семя (табл. I, *6*). Клетки зародыша и эндосперма заполняются хорошо видимыми алейроновыми зернами (табл. I, *6а*, *б*). Исключение составляют клетки точки роста зародыша, в которых нет запасного белка; кроме того, периферический слой клеток зародыша менее богат алейроновыми зернами.

По мере развития семени значительные изменения претерпевают клетки эндотелия. Первоначально таблитчатые и крупные, они становятся плоскими, вытягиваются и постепенно разрушаются. К моменту созревания эндотелий представлен в семени сильно красящимся тяжом разрушенных клеток. Напротив, в семяпочках, где процесс оплодотворения не произошел или в силу других причин содержимое зародышевого мешка дегенерирует, клетки эндотелия значительно увеличиваются в объеме, делятся и заполняют полость зародышевого мешка (табл. I, *7*). В нормально развивающихся семенах в эндотелии на ранних стадиях развития наблюдаются единичные крахмальные зерна, в разросшемся эндотелии количество крахмальных зерен увеличивается.

Оплодотворение и эмбриогенез при отдаленной гибридизации

При опылении *N. paniculata* пыльцой махорки различий в темпах роста пыльцевых трубок по сравнению с самоопылением отмечено не было. Через 6 часов генеративная клетка находилась в мета- или анафазе митоза, во многих пыльцевых трубках в это время формировались спермии. Через 18—24 часа после опыления во всех пыльцевых трубках были сформированы спермии (табл. II, *1*). Наряду с типичными клетками-спермиями уже через 6 часов после опыления наблюдались спермии измененной формы: вытянутые и интенсивно красящиеся (табл. II, *2*). Через 18—24 часа после опыления в столбике пестика нередко удавалось наблюдать пыльцевые трубки в 2—3 раза толще обычных, в таких пыльцевых трубках было много интенсивно окрашенных тел (табл. II, *3*, *4*). Эти пыльцевые трубки, вероятно, образовались в результате слияния нескольких пыльцевых трубок. Слияние нескольких пыльцевых трубок при отдаленной гибридизации наблюдалось, в частности, у злаков и сложноцветных (Батыгина и др., 1961). Через 24 часа пыльцевые трубки проникали в плаценту, рядом с клетками-спермиями можно было видеть вегетативное ядро. Двойное оплодотворение происходило между 24 и 48 часами после опыления, т. е. так же, как и при самоопылении. Формировались типичная зигота, а затем и клеточный эндосперм. Через 48 часов в некоторых зародышевых мешках только что произошло оплодотворение, в других наблюдалось первое деление ядра эндосперма, в третьих имелся 2—4-клеточный эндосперм. На этой стадии развития в данной комбинации наблюдалось асинхронное деление ядер эндосперма (табл. II, *5*). При самоопылении такого явления мы не наблюдали.

Через 4 суток формировался 2-клеточный проэмбрио и 8—10-клеточный эндосперм. Через 5 суток развивался 4—6-клеточный зародыш, эргастические тельца, ранее распределенные по всем клеткам зародыша, теперь сосредоточивались в подвеске (табл. II, *7*). Эндосперм состоит в это время из крупных вакуолизированных клеток.

Следовательно, процесс оплодотворения, ранние стадии эмбриогенеза и образование эндосперма при отдаленной гибридизации и самоопылении протекали сходно. Гибридные зародыши в этот период в подавляющем большинстве случаев опережали по своему развитию негибридные. В дальнейшем наблюдалось большое разнообразие при формировании гибридных семян: гибридный эндосперм и особенно гибридный зародыш варьировали по темпам и характеру развития.

Все зародышевые мешки по встречающимся в них аномалиям в развитии зародыша, эндосперма и окружающих зародышевый мешок тканей можно разделить на 4 типа.

1. В зародышах происходит лишь незначительное увеличение числа клеток. Они сохраняют грушевидную или округлую форму, не дифференцируясь. Характерной особенностью таких зародышей является наличие в их клетках эргастических телец в отличие от негибридных зародышей, где ярко окрашенные тельца находятся лишь в клетках подвеска. Такое перераспределение эргастических телец свидетельствует о нарушении метаболических процессов в гибридном зародыше. В клетках зародышей нередко обнаруживаются крахмальные зерна (табл. II, *8а*). Эндосперм состоит первоначально из нескольких крупных клеток (табл. I, *2*), затем таких клеток становится много. Еще позже остаются единичные, всегда сильно вакуолизированные клетки эндосперма. Вероятно, на определенном этапе развития происходит разрушение некоторых клеточных оболочек. В оставшихся клетках эндосперма имеется по 3—4 крупных гипертрофированных ядра (табл. II, *8б*). В этом случае митоз не сопровождается цитокинезом, и образовавшиеся при митозе ядра лежат рядом в общей цитоплазме клетки. В этих клетках никогда не наблюдалось образования белковых капель. При дальнейшем развитии происходила полная дегенерация эндосперма. Клетки эндотелия в таких зародышевых мешках значительно увеличиваются в объеме и делятся (табл. II, *8в*). Эндотелий становится многослойным и после гибели эндосперма заполняет полость зародышевого мешка, окружая зародыш со всех сторон (табл. II, *9*). При самоопылении, как упоминалось выше, эндотелий к моменту созревания семени представлен тяжом полуразрушенных клеток.

2. Гибридные зародыши значительно разрастаются (табл. II, *10*). Через 7—15 суток можно наблюдать в их клетках митозы (табл. II, *10а*, *б*, *в*). В клетках таких зародышей эргастические тельца не обнаруживаются, хотя нередко удается наблюдать крахмальные зерна (табл. II, *10а*, *в*). Несмотря на значительное разрастание, зародыш оставался недифференцированным. Эндосперм в этих зародышевых мешках отсутствовал, так как гибель его происходила на более ранних стадиях развития. Эндотелиальные клетки увеличивались в объеме и делились, но полость зародышевого мешка сохранялась.

3. Гибридные зародыши (табл. II, *11*, *11а*) незначительно увеличивались в объеме, состояли из небольшого количества клеток, в которых нередко обнаруживались крахмальные зерна. Отличительная особенность этих зародышевых мешков состояла в том, что в них отсутствовало разрастание эндотелия. Сохранялась большая полость зародышевого мешка, в которой изредка удавалось наблюдать остатки разрушенных оболочек клеток эндосперма и гипертрофированные ядра.

4. Зародышевые мешки этого типа, в отличие от ранее описанных (дегенерировавших через 10—15 суток), сохранялись долго. Зародыш в них становился многоклеточным, но оставался недифференцированным (табл. II, *12*). В центральной части эндосперма образовывалась полость, не заполненная клетками. Подобные бесклеточные полости наблюдались нами в эндосперме при гибридизации махорки с *N. paniculata* (Банникова, 1965а). Гибридные семена по развитию значительно отставали от негибридных. Лишь через 20 суток в гибридных зародышах начиналось отложение капель запасного белка (табл. II, *12а*). В это время в гибридном эндосперме наблюдалась дифференциация, соответствующая 10-суточному негибридному эндосперму. В периферическом слое клеток еще не образовался запасной белок, тогда как в клетках следующего за ним субпериферического слоя имелись капли белка (табл. II, *12б*, *в*). Возможно,

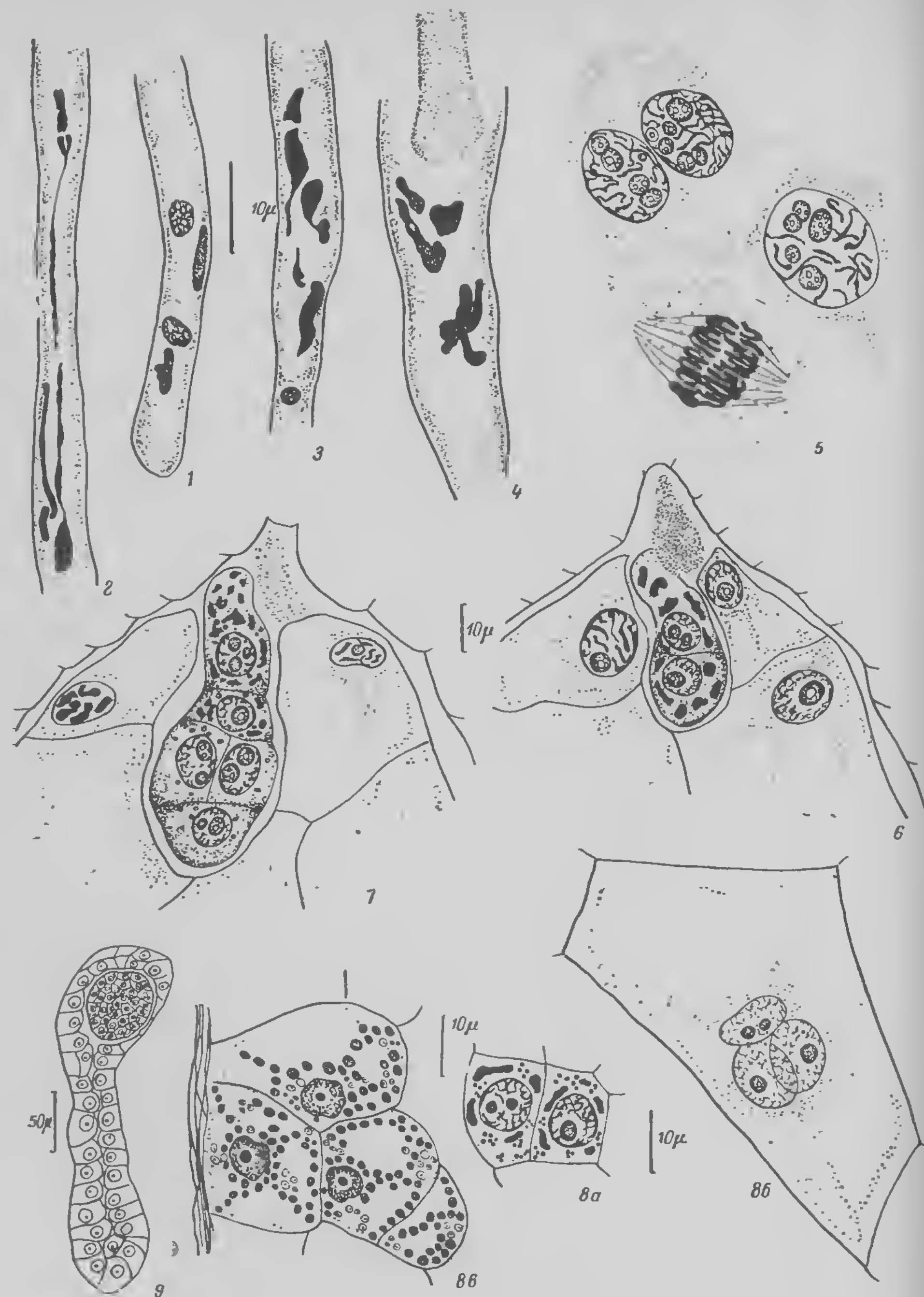


Таблица II

Оплодотворение и эмбриогенез при отдаленной гибридизации.

1 — типичные спермии, видно вегетативное ядро, 24 часа после опыления; *2* — спермии измененной формы, сильно вытянутые и интенсивно окрашенные, 6 часов после опыления; *3* и *4* — слившиеся пыльцевые трубки, 6 и 24 часа после опыления; *5* — ядра эндосперма на разных стадиях митоза, двое суток после опыления; *6* — 4-суточный зародыш; *7* — 5-суточный зародыш; *8а* — клетки 7-суточного зародыша, видны эргастические тельца и крахмал; *8б* — клетка эндосперма, 7 суток после опыления; *8в* — клетки разросшегося эндотелия, заполненные каплями пигмента и крахмальными зернами, 7 суток после опыления; *9* — зародыш окружен со всех сторон эндотелием, 10 суток после опыления; *10* — 10-суточный зародыш, разрастание эндотелия, полость зародышевого мешка сохраняется; *10а, б, в* — клетки 10-суточного зародыша, виден крахмал; *11* — 10-суточный зародыш, эндотелий не разрастается, полость зародышевого мешка сохраняется; *11а* — клетка 10-суточного зародыша; *12* — 20-суточный гибридный зародыш и эндосперм, зародыш не дифференцирован, в клетках эндосперма накапливается запасной белок; *12а* — клетки 20-суточного зародыша; *12б, в* — клетки 20-суточного эндосперма.

в таких семяпочках при дальнейшем развитии могут формироваться жизнеспособные семена.

Таким образом, на поздних стадиях развития при гибридизации наблюдаются значительные нарушения, которые выражаются в дегенерации эндосперма, отсутствии дифференциации зародыша, разрастании эндотелия. В редких случаях удавалось наблюдать зародышевые мешки с относительно хорошо развитым эндоспермом, но зародыш при этом оставался недифференцированным.

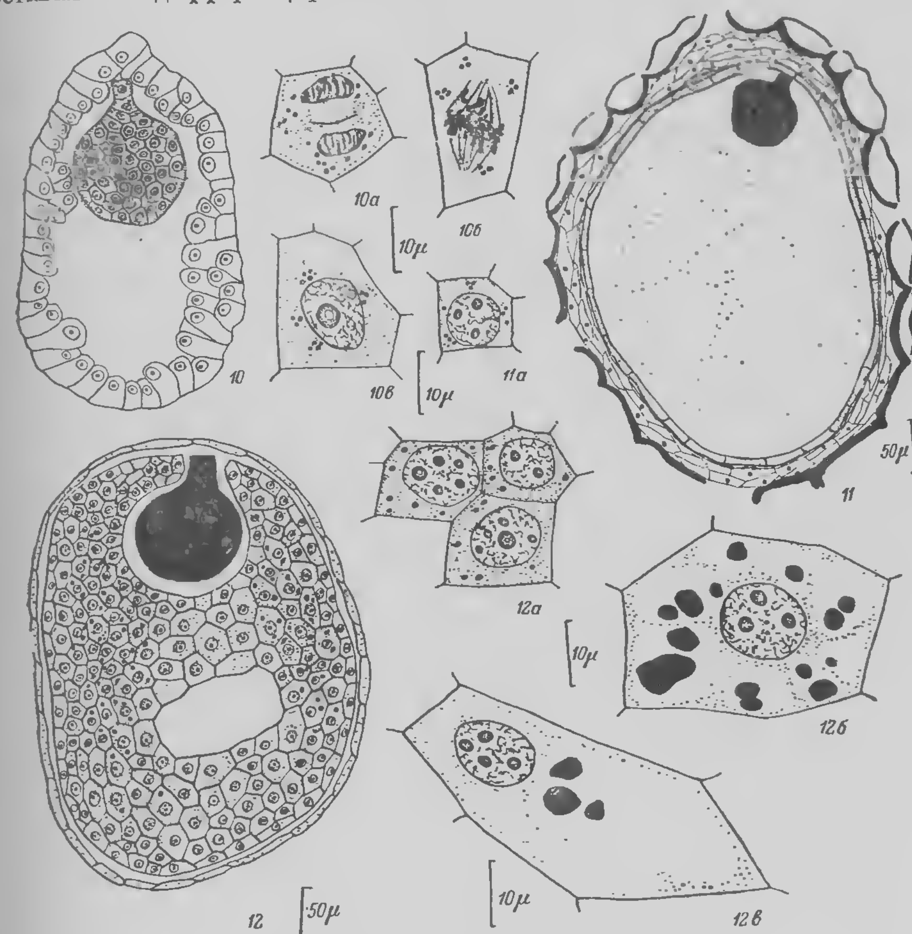


Таблица II (*продолжение*).

Заключение

При гибридизации двух видов табака *Nicotiana paniculata*×*N. rustica* образуется ничтожно малое количество жизнеспособных семян. Нарушения обнаруживаются уже при прорастании пыльцевых трубок, в которых в это время происходит образование спермиев. Наряду с формированием типичных клеток спермиев наблюдались спермии вытянутые и интенсивно красящиеся, с признаками дегенерации; наряду с нормальными пыльцевыми трубками встречались трубки в 2—3 раза толще обычных, что, вероятно, является результатом слияния двух или нескольких пыльцевых трубок. Такие пыльцевые трубки прекращали свой рост в тканях столбика пестика, не дорастая до завязи.

Процесс оплодотворения и ранние стадии эмбриогенеза при отдаленной гибридизации и опылении в пределах вида протекали сходно. Значительные нарушения в развитии гибридных семян наблюдались на более поздних стадиях. Гибридные семена в своем развитии проходили

две критические фазы. Первая из них — формирование жизнедеятельного эндосперма, вторая — дифференциация зародыша.

Нарушения в развитии гибридного эндосперма обнаруживались на 7—10-й день после опыления. Клетки гибридного эндосперма в этот период оставались крупными, сильно вакуолизированными. Иногда в таких клетках наблюдалось деление ядер, которое не сопровождалось цитокинезом, нередко оболочки клеток разрушались, капли запасного белка в них не образовывались. При дальнейшем развитии, через 12—15 дней после опыления, эндосперм дегенерировал.

В клетках негибридного эндосперма через 7—9 дней после опыления начинали откладываться капли запасного белка, который в дальнейшем в виде алейроновых зерен заполнял все клетки эндосперма. Начало нарушений в гибридном эндосперме совпадало во времени с началом дифференциации зародыша в негибридных семенах. Гибридные зародыши, лишенные эндосперма, нередко увеличивались в объеме, но никогда не дифференцировались, а затем гибли. Третья ткань, аномально развивающаяся в гибридных семенах, — интегументальный тапетум (эндотелий). Клетки эндотелия значительно увеличивались в объеме, нередко делились. После гибели эндосперма клетки эндотелия заполняли полость зародышевого мешка, сдавливая зародыш со всех сторон. В негибридном же семени эндотелий к моменту созревания состоит из полуразрушенных клеток.

Было выделено 4 типа аномалий в развитии зародыша, эндосперма и эндотелия. Для первых трех характерна ранняя гибель эндосперма. Зародыши оставались недифференцированными, и в их клетках обычно накапливались крахмальные зерна. В клетках гибридных зародышей первого типа, кроме крахмала, образовывались эргастические тельца. В негибридных зародышах эргастические тельца находились только в клетках подвеска, а крахмальные зерна вовсе отсутствовали. Накопление крахмала и особенно перераспределение эргастических телец, состоящих из рибонуклеопротеидов, свидетельствуют о глубоких нарушениях в метаболических процессах гибридного зародыша. У первого и второго типов наблюдалось значительное разрастание эндотелиальных клеток, у третьего разрастания эндотелия не происходило. Все оплодотворенные семяпочки первых трех типов через 15 дней дегенерировали.

Гибридные семена четвертого типа сохранялись долго. В них формировался относительно хорошо развитый эндосперм, в клетках которого откладывались капли запасного белка. Зародыш увеличивался в объеме, в его клетках также обнаруживались белковые капли. Эндотелий не разрастался. Вероятно, в процессе дальнейшего развития в таких семяпочках формируются жизнеспособные семена.

Таким образом, при опылении *N. paniculata* пыльцой *N. rustica* семена либо совсем не формируются, так как пыльцевые трубки не дорастают до завязи, дегенерируя в тканях столбика пестика, либо после оплодотворения, в результате аномального развития зародыша, эндосперма и эндотелия, происходит гибель гибридных семян. Нарушения в развитии зародыша и эндосперма обычно сопровождались разрастанием эндотелия. Однако разрастание эндотелия имело место и при опылении в пределах вида в случае дегенерации содержимого зародышевого мешка. Как упоминалось выше, разрастание эндотелия в семяпочках с дегенерирующим содержимым наблюдалось и у других пасленовых — картофеля и томатов (Rick, 1946; Williams, 1955; Рыбченко, 1959, 1964). На основании вышеизложенного можно предположить, что первопричиной гибели семян при гибридизации табаков — *N. paniculata*×*N. rustica* — являются нарушения в строении эндосперма и зародыша, а также нарушения в обмене веществ, с одной стороны, между зародышем и эндоспермом, с другой — между ними и материнским организмом. Об этом свидетельствует накопление в клетках гибридных зародышей эргастических телец и крахмальных зерен. Разрастание эндотелия — явление вторичное, наблюдаемое при дегенерации содержимого зародышевого мешка как на ранних, так и на поздних стадиях развития семени.

ЛИТЕРАТУРА

Банникова В. П. (1965а). Сравнительное изучение формирования семян, полученных при самоопылении махорки (*Nicotiana rustica* L.) и гибридизации ее с *N. paniculata* L. Укр. бот. журн., 6. — Банникова В. П. (1965б). Цитоэмбриология отдаленных гибридов. II. Нарушения в процессе оплодотворения при гибридизации *Nicotiana glutinosa* L. с *N. rustica* L. Укр. бот. журн., 2. — Батыгина Т. Б., О. А. Долгова и С. Н. Коробова. (1961). Поведение пыльцевых трубок при внутри- и межвидовой гибридизации. ДАН СССР, 136, 6. — Герасимова-Навашина Е. Н. (1954). Двойное оплодотворение покрытосеменных, его природа и происхождение. Докт. диссерт. БИН, Л. — Кахидзе Н. Т. (1954). Изменение элементов зародышевого мешка при оплодотворении у томатов. Изв. АН СССР, сер. биолог., 1. — Костов Д. и А. А. Прокофьева. (1935). Изучение пыльцевых трубок. Тр. Инст. генет., 10. — Модилевский Я. С. (1936). Цитогенетическое исследование рода *Nicotiana*, II. К эмбриологии и цитологии видов Sectio *Rustica*. Журн. Инст. бот. АН УССР, 10. — Модилевский Я. С. (1950). Современное состояние вопроса об эндосперме у покрытосеменных растений в связи с формированием зародыша семени и плода. Изв. АН СССР, сер. биолог., 2. — Модилевский Я. С. и Д. Я. Персидский. (1934). Цитолого-эмбриологические исследования основных сортов *Nicotiana rustica* L. Журн. Инст. бот. АН УССР, 3. — Навашин С. Г. (1910). О самостоятельной подвижности мужских половых ядер у некоторых покрытосеменных растений. Зап. Киевск. общ. естествоиспыт., 20. — Поддубная-Арнольди В. А. и М. М. Лодкина. (1945). Эмбриогенез при отдаленной гибридизации и полиплоидии в роде *Nicotiana*. Бот. журн. СССР, 5. — Рыбченко О. И. (1959). Развитие семяпочек в плодах партенокарпических форм томатов. Укр. бот. журн., 16, 1. — Рыбченко О. И. (1964). Особенности цитоэмбриологических процессов у картофеля (*Solanum tuberosum* L.). Укр. бот. журн., 21, 2. — Сарана М. О. (1934). Межвидовая гибридизация у табака. I. Цитогенетика межвидовых гибридов F_1 *N. tabacum*×*N. glauca* и *N. tabacum* ×*N. silvestris*. В сб. работ по генет. и селекц. табака. — Транковский Д. А. (1939). О делении генеративного ядра в пыльцевой трубке некоторых покрытосеменных. Бюлл. МОИП, отд. биолог., 48. — Худяк М. И. (1963). Эндосперм покрытосеменных растений. — Худяк М. И. (1964). К вопросу о роли неассимилирующих хлоропластов в процессе плодообразования. Журн. общ. биолог., 5. — Brink R. a. D. Cooper. (1944). The antipodals in relation to abnormal endosperm behaviour in *Hordeum jubatum*×*Secale cereale* hybrid seeds. Genetics, 29. — Cooper D. a. R. Brink. (1940). Somatoplastic sterility as a cause of seed failure following interspecific hybridization. Genetics, 25, 1. — Cooper D. a. R. Brink. (1945). Seed collapse following matings between diploid races of *Lycopersicon pimpinellifolium*. Genetics, 30, 4. — East E. (1928). The genetics of the genus *Nicotiana*. Bibliogr. genetica, 4. — Goodspeed T. (1947). Maturation of the gametes and fertilization in *Nicotiana*. Madroño, 9, 4. — Ledingham G. (1940). Cytological and developmental studies of hybrids between *Medicago sativa* and a diploid form of *M. falcata*. Genetics, 25, 1. — Lee J. a. D. Cooper. (1958). Seed development foolowing hybridization between diploid *Solanum* species from Mexico. Central South America. Amer. Journ. Bot., 45, 2. — Morrison J. (1955). Fertilization and postfertilization development in wheat. Canad. Journ. Bot., 33, 2. — Müntzing A. (1933). Hybrid incompatibility and the origin of polyploidy. Hereditas, 18. — Rick Ch. (1946). The development of sterile ovules in *Lycopersicum esculentum*. Mill. Amer. Journ. Bot., 33, 4. — Satina S., J. Rappaport a. A. Blakeslee. (1950). Ovular tumors connected with incompatible crosses in *Datura*. Amer. Journ. Bot., 37, 8. — Singleton R. (1932). Cytogenetic behaviour of fertile tetraploid hybrids of *Nicotiana rustica*× *N. paniculata*, 17, 5. — Thompson W. a. D. Johnston. (1945). The cause of incompatibility between barley and rye. Canad. Journ. Res., 23. — Valentine D. (1955). Studies in Britisch Primulas. IV. Hybridization between *Primula vulgaris* Huds. and *P. veris* L. New Phytologist, 54. — Wakakuwa Sh. (1934). Embryological studies on the different seed-development in reciprocal interspecific crosses of wheat. Japan Journ. Bot., 7, 1—2. — Watkins A. (1932). Hybrid sterility and incompatibility. Journ. Genetics, 25, 2. — Weaver J. (1957.) Embryological studies following interspecific crosses in *Gossypium*. I. *G. hirsutum*× *G. arborum*. Amer. Journ. Bot., 44, 3. — Williams E. (1955). Seed failure in the Chippewa variety of *Solanum tuberosum*. Bot. Gaz., 117, 1. — Woodell S. (1960). Studies in British primulas. VII. Development of normal seed and of hybrid seed reciprocal crosses between *P. vulgaris* Huds. and *P. veris* L. The New Phytologist, 59, 3.

Институт ботаники
Академии наук УССР,
г. Киев.

(Получено 6 IX 1966).

SUMMARY

In the experiments with the interspecific hybridization of *Nicotiana* species, *N. paniculata* L.×*N. rustica* L., the onset of disturbances was observed as early as at the time of germination of pollen tubes. These were the formation of pollen tubes twice or thrice as thick as the normal ones and also the formation of degenerating spermatozoa.

The fertilization and the early embryonic stages proceeded similarly in cases of interspecific hybridization and in intraspecific crosses. Four types of disturbances are observed in the development of the ovules at later stages. The early death of the endosperm is a feature common to three of these types designated as types 1, 2 and 3. The embryos in these cases remained non-differentiated; starch grains were accumulated in their cells, while in the embryos of one of these types designated as type 1, ergastic corpuscles were formed alongside of starch grains. In types 1 and 2, unlike type 3, prolific endothelial growth was observed. In the types 1, 2 and 3 the hybrid seeds died in 12—15 days after pollination. The hybrid seeds of the 4th type survived for a longer time; the drops of reserve proteins, normally characteristic of the genus *Nicotiana*, were deposited in the endosperm and in the embryo. The development of normal seeds from such ovules appears to be possible.

УДК 582.892+582.678.1 : 551.763(47)

И. Н. Имханицкая

К ВОПРОСУ О ДОСТОВЕРНОСТИ НАХОДОК *SASSAFRAS* В МЕЛОВЫХ ОТЛОЖЕНИЯХ СОВЕТСКОГО СОЮЗА

С 3 рисунками и 3 таблицами рисунков

N. N. IMKHANITZKAYA. ON THE PROBLEM OF AUTHENTICITY OF *SASSAFRAS* SPECIMENS FOUND IN THE CRETACEOUS DEPOSITS OF THE U. S. S. R.

Род *Sassafras* Trew. — один из древнейших родов двудольных покрытосеменных растений. Он известен из меловых и третичных отложений Северного полушария и представлен большим многообразием ископаемых форм. Три современных вида этого рода произрастают в приатлантических штатах Северной Америки, в континентальном Китае и на Тайване. Монографическое изучение ископаемых и современных видов рода *Sassafras* и выяснение истории этого интереснейшего рода сем. *Lauraceae* представляет несомненный интерес.

Отпечатки листьев, отнесенные к *Sassafras*, известны из нижнего и верхнего мела, эоцена, верхнего олигоцена и миоцена СССР, из верхнего мела—плиоцена Европы, из миоцена Японии, нижнего мела — плейстоцена Северной Америки, верхнего мела Южной Америки.

Из указанных в палеоботанической литературе многочисленных видов *Sassafras* лишь немногие могут быть признаны действительно достоверными, родовая принадлежность которых не вызывает сомнений. Многие определения нуждаются в уточнении и пересмотре; это, в частности, можно сказать о меловых формах из отложений Дакоты (С. Америка), ошибочно сближаемых с родом *Sassafras*. Мы предприняли монографическое изучение остатков растений из меловых отложений Советского Союза, относимых различными авторами к роду *Sassafras*.

Тщательное изучение морфологических особенностей сильно варьирующих листьев современных видов этого рода (Имханицкая, 1966, 1967) было необходимо для критического пересмотра определений меловых отпечатков, поскольку «точное определение ископаемых какой-либо систематической группы должно производиться на основе монографического изучения современных представителей той же группы» (Шапаренко, 1956 : 8). Были выделены константные признаки листа, позволившие четко отличать листья ископаемых *Sassafras* от внешне сходных листьев некоторых видов *Lindera* и ряда аралиевых с лопастными листьями. Изучение третичного жилкования имело большое значение для установления родства меловых отпечатков и их принадлежности к определенным таксонам. Многие меловые формы *Sassafras* сочетают в себе признаки листьев лавровых, аралиевых и других семейств, что в значительной степени затрудняет сопоставление их с современными родами и выяснение их истинного систематического положения.

Из нижнемеловых (апт—альб) и верхнемеловых (сеноман—сенон) отложений СССР были описаны *Sassafras kolymensis* (Krysht.) Baik., *S. polevoii* (Krysht.) Jarm., *S. ussuriensis* Krassilov, *S. klimovitzkajae* Samssonov, *S. cretaceum* Newb., *Sassafras* aff. *thermale* (Lesq.) Brown, *Sassafras* sp. Нами были изучены отпечатки листьев этих видов из кол-

лекций А. Н. Криштофовича (Мгач, р. Зырянка, ЦНИГР Музей, БИН), Е. П. Коровина (Кзыл-Джар; БИН), И. В. Палибина и А. Л. Тахтаджяна (Ауш; БИН), В. А. Самылиной (р. Зырянка; БИН), В. А. Вахрамеева (Теректы-Сай, р. Тюнг, Мгач; ГИН), С. К. Самсонова (Кзыл-Джар; ИГ и РГИ), А. Л. Яншина (Тас-Аран; ЦНИГР Музей). Отпечатки листьев, отнесенные к роду *Sassafras* из З. Сибири и Приморья, известны нам по фотографиям образцов, любезно присланным И. В. Лебедевым и В. А. Красиловым, которым автор выражает свою благодарность. Мы считаем своим приятным долгом поблагодарить В. А. Вахрамеева и С. К. Самсонова, предоставивших нам возможность познакомиться с их коллекциями.

Изучение всех находок, определяемых как *Sassafras*, привело нас к выводу об отсутствии вполне достоверных остатков этого рода в меловых отложениях на территории СССР; по-видимому, род *Sassafras* был представлен лишь в третичных флорах.

Ошибочно отнесенные к *Sassafras* ископаемые остатки исключены из этого рода. В результате пересмотра ископаемых находок выделен новый род *Sachalinella* Imch. gen. n. с типом рода *Sachalinella polevoii* (Krysht.) Imch., рассматриваемый нами в сем. *Araliaceae*. Он включает два вида — *S. kolymensis* (Krysht.) Imch. (н. мел, р. Зырянка) и *S. polevoii* (Krysht.) Imch. (в. мел, Мгач). Род *Sachalinella* обнаруживает большое сходство в очертании листовой пластинки с *Lindera triloba* Blume, а в типе жилкования — с аралиевыми, что дает возможность сближать этот род с сем. *Araliaceae*.

Отпечатки листьев из верхнемеловых отложений Казахстана и ю-в. Закавказья, определявшиеся ранее как *Sassafras polevoii* (Krysht.) Jarm., отличны от сахалинского типа; они обнаруживают родство с лавровыми (р. *Lindera*) и отнесены нами к новому виду *Lindera jarmolenkoi* Imch. Отпечатки листьев из Кзыл-Джара, отнесенные А. В. Ярмоленко (1935) к *S. cretaceum* Newb., рассматриваются нами в роде *Araliopsoides* Berry и сближаются с аралиевыми. Определение остатков из н. мела Приморья родом *Sassafras* очень сомнительно. Отпечатки листьев *S. klimovitzkajae*, *Sassafras* aff. *thermale*, *Sassafras* sp. (Самсонов, 1966, 1967) ошибочно сближаются с родом *Sassafras* и должны быть исключены из него.

Ниже приводится описание ископаемых находок, которые были определены различными авторами как *Sassafras*.

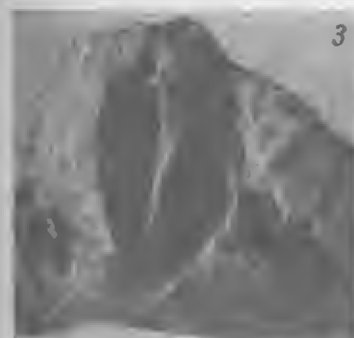
Род **Sachalinella imchanitzkaja** gen. n.

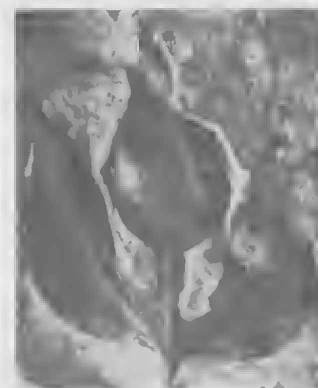
Т и п р о д а: *Sachalinella polevoii* (Krysht.) Imch.

Д и а г н о з р о д а. Листья цельные или 2—3—5 (?)-раздельные, сильно рассеченные, цельнокрайные. Доли отходят гораздо ниже середины листа. Средняя доля сильно сужена в основании; верхушки долей острые или удлиненно-остроконечные; выемки между долями округлые, узкие и глубокие, часто полузамкнутые или почти замкнутые. Основание листа от выемчатого до округло-клиновидного, низбегающее на черешок. Жилкование пальчатонервное у раздельных листьев и перистонервное с двумя базальными жилками у цельных. Базальные жилки отходят от основания листа или очень редко расположены выше него на 0.1—0.4 см. Вторичные жилки нередко вильчато разветвляющиеся. Дно выемки по краю листа огибает маргинальная жилка, или в области выемок наблюдаются анастомозы третичных жилок. Третичные жилки тонкие, извилистые или ломаные, отходят часто под острым углом от вторичных и образуют сеть жилок из четырехугольных ячеек.

Род *Sachalinella* включает два вида — *S. kolymensis* (Krysht.) Imch. и *S. polevoii* (Krysht.) Imch. О б о с н о в а н и е в ы д е л е н и я р о д а. Очертание листовой пластинки и тип жилкования позволяют нам сближать род *Sachalinella* с сем. *Araliaceae*. У некоторых представителей этого семейства наблюдаются сильно рассеченные листья, с перетянутыми









Т а б л и ц а I

1 — *Sachalinella polevoii* (Krysht.) Imch., обр. 31/4. Мгач, колл. В. А. Вахрамеева; 2 — *Lindera jarmolenkoi* Imch., обр. 3301/140. Теректы-Сай, колл. В. А. Вахрамеева; 3 — *Sachalinella kolymensis* (Krysht.) Imch., обр. 290/4. Р. Зырянка, колл. В. А. Самылиной; 4 — *Sassafras ussuriensis* Krassilov, обр. 28/103. Мыс Палец, колл. В. А. Красилова; 5 — *Lindera venusta* Lesq. (Lesquereux, 1892, tab. XVI fig. 1); 6 — *Sachalinella polevoii* (Krysht). Imch., обр. 120/2069 (=422/50). Лектотип, Мгач. колл. А. Н. Криштофовича; 7 — *Sachalinella polevoii* (Krysht.) Imch., обр. 26/10. Мгач, колл. В. А. Вахрамеева (все образцы в натуральную величину).



Таблица II

1 — Sachalinella polevoii (Krysht.) Imch., обр. 422/57. Мгач, колл. А. Н. Криштофовича; *2 — Sachalinella kolymensis* (Krysht.) Imch., обр. 93/5593. Р. Зырянка, колл. А. Н. Криштофовича; *3 — Lindera jarmolenkoi* Imch., обр. 3301/138. Теректы-Сай, колл. В. А. Вахрамеева; *4 — Sachalinella kolymensis* (Krysht.) Imch., обр. 92/5593. Голотип. Р. Зырянка, колл. А. Н. Криштофовича; *5 — Lindera venusta* Lesq. Lesquereux, 1892, tab. XVI, fig. 2; *6 — Sassafras ussuriensis* Krassilov., обр. 28/102. Голотип. Мыс Палец, колл. В. А. Красилова; *7 — Lindera jarmolenkoi* Imch., обр. 61/62. Кзыл-Джар, колл. С. К. Самсонова; *8 — Sachalinella polevoii* (Krysht.) Imch., обр. 79/206(=422/27). Мгач колл. А. Н. Криштофовича; *9 — Sachalinella polevэii* (Krysht) Imch., обр. 1/140. Мгач, колл. А. Н. Криштофовича (все образцы в натуральную величину).



Таблица III

1 — Araliopsoides cretacea Berry, обр. 105/407. Кзыл-Джар, колл. Е. П. Коровина; *2 — Lindera jarmolenkoi* Imch., обр. 69/407. Голотип. Кзыл-Джар, колл. Е. П. Коровина; *3 — Lindera jarmolenkoi* Imch., обр. 27/219. Ауш, колл. И. В. Палибина; *4 — Sachalinella polevoii* (Krysht.) Imch., обр. 67/2069(=422/48 в). Мгач, колл. А. Н. Криштофовича; *5 — Sachalinella polevoii* (Krysht.) Imch., обр. 122/2069(=422/48а). Мгач, колл. А. Н. Криштофовича; *6 — Lindera jarmolenkoi* Imch., обр. 3301/136. Теректы-Сай, колл. В. А. Вахрамеева; *7 — Araliopsoides cretacea* (Newb.) Berry. Лектотип (Newberry, 1898, tab. VI, fig. 1, уменьш. 2) (остальные образцы в натуральную величину).

у основания средними долями, вильчато раздвоенные вторичные жилки, маргинальная жилка, огибающая дно выемки, а также указанные нами для рода *Sachalinella* особенности третичного жилкования. Однако в сем. *Araliaceae* мы не встретили ни одного современного рода, листья которого имели бы более или менее полное сходство с ископаемым материалом. Из всех родов аралиевых наибольшее сходство *Sachalinella* обнаруживает с родом *Dendropanax* Decne. et Planch., распространенным в субтропических и тропических областях Азии и Америки. Листья *D. trifidus* (Thunb.) Makino, японского вида, цельные, 2—5-лопастные и раздельные, имеют большое сходство с отпечатками *Sachalinella* в очертании пластинки, в характере отхождения базальных жилок, наличии синусоидальных и маргинальных жилок выемки, в типе вторичного и третичного жилкования. Однако листья *D. trifidus* крупнее и менее рассеченные, средняя доля незначительно сужена в основании, основание иной формы, вторичные жилки отходят под более тупым углом. Отпечатки листьев, отнесенные нами к роду *Sachalinella*, сочетают в себе признаки нескольких родов сем. *Araliaceae*. По-видимому, эти ископаемые остатки принадлежат вымершему меловому роду, не дошедшему до наших дней.

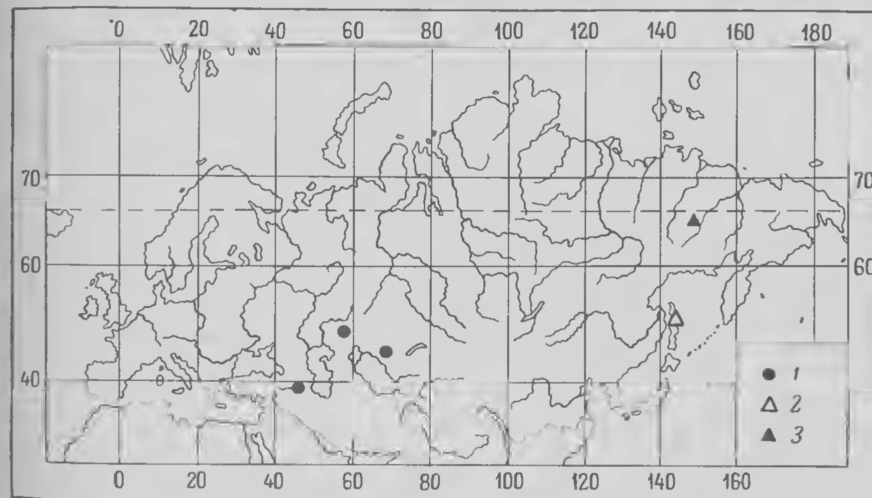


Рис. 1. Находки *Lindera jarmolenkoi* Imch. (*1*), *Sachalinella polevoii* (Krysht.) Imch. (*2*) и *S. kolymensis* (Krysht.) Imch. (*3*) в меловых отложениях Советского Союза.

А. Н. Криштофович (1918а, 1937) рассматривал отпечатки листьев, отнесенные нами к роду *Sachalinella*, в роде *Aralia*. Однако современные виды рода *Aralia* имеют листья только перисто- и пальчатосложные. Поэтому отнесение к нему 3-лопастных, раздельных и цельных листьев является чисто условным, что отмечал и Криштофович. При просмотре гербария сем. *Araliaceae* 3-лопастные и цельные листья были встречены нами у целого ряда родов этого семейства и, в частности, у рода *Dendropanax*. Сравнение рода *Sachalinella* с 14 родами сем. *Araliaceae*, описанными из меловых и третичных отложений, показало, что ни к одному из них мы не можем отнести отпечатки листьев этого рода из Мгача и Зырянки, так же как и провести полную аналогию с каким-либо современным родом сем. *Araliaceae*. Все это дает нам основание для выделения *A. kolymensis* Krysht. и *A. polevoii* Krysht. в новый ископаемый род аралиевых — *Sachalinella*.

Sachalinella также обнаруживает сходство с *Sassafras* и *Lindera*, что будет отмечено ниже при описании видов этого рода.

Геологическое распространение. Нижнемеловые отложения (апт — альб) р. Зырянки и сенон (коньяк), арковская свита Сахалина (Мгач) (рис. 1).

Сходство и различия листьев *Lindera jarmolenkoi* Imch., *L. triloba* Blume и *Sachalinella polevoii* (Krysht.) Imch.

Строение листа	*Lindera jarmolenkoi*	*Lindera triloba*	*Sachalinella polevoii*
Край.	Цельный.	Цельный.	Цельный.
Форма.	Цельные, 2—3-раздельные, редко лопастные.	Цельные, 2—3—5-раздельные, редко лопастные.	Цельные, 2—3—5(?)-раздельные.
Размеры (в см).	2.6—8.5 × 2.5—8.0	5.3—13.0 (6.6—8.5) × 4.2—11.5 (5.6—8.5)	3.6—8.5 × 3.0—8.0
Очертание листовой пластинки.	Округлая или почти округлая, широкоэллиптическая, обратнояйцевидная.	Обратнояйцевидная или округлообратнояйцевидная, редко округлая или почти округлая.	Широкоэллиптическая, яйцевидная, обратнояйцевидная или почти округлая.
Форма выемок между долями.	Округлые, широкие, открытые или узкие, глубокие, редко замкнутые.	Часто узкие, глубокие, угловатые, полузамкнутые или замкнутые, реже открытые, широкие, округлые.	Часто округлые, узкие, глубокие, замкнутые или почти замкнутые, реже открытые, более или менее широкие.
Величина долей.	Средняя доля крупнее (иногда значительно) боковых.	Боковые доли равны или почти равны или крупнее средней.	Средняя доля всегда крупнее боковых.
Отношение высоты средней доли к длине листа; характер отхождения долей.	От 0.3 до 0.7 длины листа; от середины листа, ниже ее, реже выше.	От 0.3 до 0.6 (чаще 0.5) длины листа; от середины листа, реже ниже и выше середины.	От 0.6 до 0.8 длины листа; гораздо ниже середины листа.
Форма средней доли.	Эллиптическая, заостренно-эллиптическая, реже яйцевидная или обратнояйцевидная.	Заостренно-яйцевидная, реже заостренно-эллиптическая.	Заостренно-эллиптическая, реже обратнояйцевидная.
Отношение ширины средней доли в основании к наибольшей ширине средней доли; форма средней доли в основании.	От 0.5 до 1.0; обычно сужена, реже слабо сужена или не сужена.	От 0.6 до 1.0 (чаще 0.7—0.8); сужена более или менее значительно, иногда не сужена.	От 0.2 до 0.5; сужена значительно.

Продолжение

Строение листа	*Lindera jarmolenkoi*	*Lindera triloba*	*Sachalinella polevoii*
Форма верхушек долей.	Заостренные, притупленные или округлые, очень редко острые.	Удлиненно-остроконечные, остроконечные.	Удлиненно-остроконечные, остроконечные, острые.
Основание.	Клиновидное, реже округло-клиновидное, низбегающее.	Ширококлиновидное, округло-клиновидное, низбегающее.	Округло-клиновидное, усеченно-клиновидное, выемчатое, низбегающее.
Место отхождения базальных жилок.	0.4—0.8 см выше основания листа, редко от основания листа.	0.4—1.1 см (чаще 0.4—0.5) выше основания, реже — от основания листа.	От основания листа, редко на 0.1—0.4 см выше.
Угол отхождения базальных жилок (в °).	9—48	15—49	20—55
Место отхождения синусоидальных жилок.	Ниже середины листа.	Ниже середины листа.	Ниже четверти длины листа.
Угол отхождения синусоидальных жилок (в °).	46—79	54—86 (обычно 54—75)	35—72
Наличие маргинальных жилок выемки.	Имеются.	Имеются.	Имеются.
Характер вторичного жилкования.	Брохиодромное.	Брохиодромное.	Брохиодромное с вильчатым разветвлением.
Угол отхождения вторичных жилок (в °).	От базальных жилок — 36—85; от главной жилки — 40—80.	От базальных жилок — 59—82 (66—75); от главной жилки — 50—86 (56—75).	От базальных жилок — 27—68; от главной жилки — 31—67.
Угол отхождения третичных жилок (в °).	57—88	69—92	29—79

синусоидальных и маргинальных жилок, отхождению базальных жилок от основания листа или незначительной их приподнятости (см. таблицу). Можно указать и на некоторое сходство *S. polevoii* с *Lindera venusta* Lesq. (табл. I, *5*; табл. II, *5*) из меловых отложений Дакоты в форме листа и характере отхождения базальных жилок (Lesquereux, 1892 : 95, tab. XVI, fig. 1, 2). Однако листья *S. polevoii*, в отличие от американской формы, более рассеченные, с более сильно перетянутой средней долей, с острыми или удлиненно-остроконечными верхушками, с вильчатыми вторичными жилками.

Геологическое распространение. Сенон (коньяк), арковская свита Сахалина (Мгач) (рис. 1).

Sachalinella kolymensis (Krysht.) Imch. comb. n.

Табл. I, *3*; табл. II, *2*, *4*

Aralia kolymensis Krysht. 1938, Верхнемел. раст. басс. р. Колымы : 22, табл. II, фиг. 5—6; ejusd. 1962, Избр. тр. 2 : 312. — *Sassafras kolymensis* (Krysht.) Baik. 1962 в : Криштофович, Избр. тр. 2 : 312; Самылина 1960, Покрытосем. раст. из нижнемел. отл. Колымы : 336, табл. I, фиг. 7.

Голотип: нижнемеловые отложения (апт—альб) р. Зырянки, Криштофович 1938 : 22, табл. II, фиг. 5, обр. 92/5593 (*Aralia kolymensis* Krysht.). Хранится в Монографическом отделе ЦНИГР Музея им. Чернышева, Ленинград (табл. II, *4*).

Диагноз вида (Криштофович, 1938).

Листья 3-раздельные, до 4 см шир. и приблизительно до 6 см. дл., цельнокрайние. Выемки между долями глубокие. Средняя доля эллиптическая, сужена у основания, в наиболее широкой части достигает 17 мм шир., боковые доли асимметричные, направлены вверх. Базальные жилки отходят от основания листа и оканчиваются в верхушках долей. Вторичные жилки средней и боковых долей, дугообразно восходя, направлены вдоль краев к верхушке листа. Основание листа округло-клиновидное.

Сравнение. Первоначально отпечатки листьев из н. мела Зырянки были отнесены Криштофовичем (1938) к роду *Aralia* и описаны под новым видовым названием *A. kolymensis* Krysht. (табл. II, *2*, *4*). Позднее Криштофович (1946) указывал, что систематическое положение этого вида является неясным и что отнесение этих отпечатков к роду *Aralia* условно. Т. Н. Байковская (Криштофович, 1962 : 312) сближает *A. kolymensis* Krysht. с родом *Sassafras*. В примечании к описанию *A. kolymensis* она указывает: «Описываемый здесь отпечаток не может относиться к *Aralia*, потому что род *Aralia* характеризуется всегда сложными листьями. Подобные цельнокрайние трехлопастные листья типичны для *Sassafras*. Так же как аналогичный сахалинский вид *Aralia polevoii* Krysht., переопределенный А. В. Ярмоленко (1935) как *Sassafras polevoii*, так и данный вид следует считать *S. kolymensis*».

Однако изучение отпечатков листьев *Aralia kolymensis* и сравнение их с листьями современных видов *Sassafras* привели нас к убеждению, что нет оснований относить их к роду *Sassafras* и к сем. *Lauraceae*. Листья *Sassafras* имеют иное очертание листовой пластинки. Для них не характерны подобная форма выемок и сильная рассеченность пластинки. Основное же отличие состоит в характере отхождения базальных жилок, которые у *Sassafras* всегда удалены от основания листа на более или менее значительное расстояние, что является константным признаком, установленным на массовом материале. У единственного полного отпечатка 3-раздельного листа с сохранившимся основанием из коллекции В. А. Самылиной мы видим отхождение базальных жилок от основания листа (табл. I, *3*). Цельнокрайность листа и очертание листовой пластинки не могут служить достаточным основанием для сближения этих отпечатков с родом *Sassafras*. Дугообразная изогнутость вторичных жилок еще не указывает на их родство с лавровыми.

Отпечатки мелких глубокораздельных листьев из нижнего мела р. Зырянки обнаруживают несомненное сходство с листьями *Sachalinella polevoii* (Krysht.) Imch. в форме листа и типе жилкования. Их сближают небольшие размеры, цельнокрайность и сильная рассеченность листьев, значительная перетянутость средней доли в основании, глубокие и узкие выемки. Все это позволяет рассматривать их в роде *Sachalinella*. Однако у *S. polevoii* доли более широкие, внешние края их более выпуклые, нижняя часть листа шире, вторичные жилки часто более прямые, резкие, наблюдаются синусоидальные и маргинальные жилки синусов, базальные жилки иногда отходят несколько выше основания, наряду с раздельными листьями встречаются цельные.

В связи с недостаточной сохранностью и небольшим количеством находок необходимы дальнейшие поиски новых ископаемых остатков, которые, возможно, прольют свет на родство этой древнейшей формы.

Геологическое распространение. Н. мел. (апт—альб), верхнезырянская свита, р. Зырянка (басс. р. Колымы).

Lindera jarmolenkoi Imch. sp. n.

Табл. I, *2*; табл. II, *3*, *7*; табл. III, *2*, *3*, *6*; рис. 3

Sassafras polevoii (Krysht.) Jarm. p. p. 1935, Верхнемел. фл. с.-з. Каратау: 13, табл. V, фиг. 4; Палибин 1937, Меловая фл. Даралагеза : 190, табл. II, фиг. 4; Вахрамеев 1952, Стратигр. и иск. фл. меловых отл. Западн. Казахст.: 197, табл. XV, фиг. 2—5; табл. XVI, фиг. 1—5; рис. 42—43; Самсонов 1966, Новые данные по верхнемел. флоре с.-в. Ср. Азии : 24, рис. 3, non табл. III, фиг. 2—3; ejusd. 1967, К вопр. о флоре аридн. пояса верхнемел. эпохи : 97, табл. I, фиг. 11—12, non фиг. 13. — *Cocculus extinctus* Velen. Палибин 1937, Мел. флора Даралагеза : 192, табл. IV, фиг. 26.

Голотип: в. мел (турон) Ц. Казахстана (с.-з. Каратау, урочище Кзыл-Джар). Ярмоленко 1935 : 13, табл. V, фиг. 4. Обр. 69/407 (колл. Е. П. Коровина), БИН, Ленинград (табл. III, *2*; рис. 3).



Рис. 3. Отпечаток листа *Lindera jarmolenkoi* Imch. sp. n. Обр. 69/407. Голотип. Кзыл-Джар, колл. Е. П. Коровина. (Натур. вел.).

Диагноз вида. Листья цельные, 2—3-раздельные или лопастные, округлые или почти округлые, широкоэллиптические или обратнояйцевидные в очертании, до 8.5 см дл. и 8.0 см шир., цельнокрайние. Основание клиновидное или округло-клиновидное, низбегающее на черешок. У лопастных и раздельных листьев выемки между долями округлые, широкие, открытые или узкие, глубокие, редко замкнутые. Средняя доля всегда более крупная, чем боковые, эллиптической, заостренно-эллиптической, реже яйцевидной или обратнояйцевидной формы, с заостренной или притупленной или округлой верхушкой, у большинства листьев более или менее сужена в основании. Боковые доли направлены вверх или в стороны, с заостренными, притупленными или округлыми, редко острыми верхушками. Цельные листья встречаются реже. Жилкование пальчатонервное. Базальные жилки супротивные, реже очередные, отходят от средней жилки на 0.4—0.8 см выше основания листа, редко от самого основания листа под углом 9—48°. Вторичные жилки ответвляются от средней и базальных под углом 36—85°, дугообразно изгибаясь, они направляются вверх и близ края листа соединяются друг с другом петлевидно. Синусоидальные жилки отходят от средней ниже середины листа под углом 46—80° и подходят вплотную к синусам, разветвляются,

образуя маргинальную жилку, огибающую дно выемки по краю листа. Третичные жилки более или менее прямые, отходят под углом 57—88° от вторичных, жилки четвертого порядка образуют полигональную сеть.

Сравнение. К новому виду *Lindera jarmolenkoi* Imch., названному в честь советского палеоботаника А. В. Ярмоленко, мы относим отпечатки листьев из турона Ц. Казахстана (Кзыл-Джар, колл. Е. П. Коровина и С. К. Самсонова), сеномана З. Казахстана (Теректы-Сай, колл. В. А. Вахрамеева) и н. сеномана ю.-в. Закавказья (Аущ, колл. И. В. Палибина и А. Л. Тахтаджяна) (Ярмоленко, 1935; Палибин, 1937; Вахрамеев, 1952; Самсонов, 1964а, 1964б, 1966, 1967; Тахтаджян, 1966).

Хорошо сохранившееся жилкование 3-го и 4-го порядков на образцах из Кзыл-Джара позволяет нам почти безошибочно установить родство этих отпечатков с лавровыми. Сохранность же третичного жилкования на отпечатках листьев из Теректы-Сая плохая. Однако общее очертание листовой пластинки, особенности вторичного жилкования и расположение базальных жилок выше основания листа позволяют нам рассматривать эти формы в пределах *L. jarmolenkoi*. Отпечаток небольшого трехраздельного листа (табл. III, *3*) из сеномана Даралагеза (Палибин, 1937 : 190, табл. II, фиг. 4) по форме, размерам и типу жилкования обнаруживает очень большое сходство с одним из отпечатков (табл. II, *3*) из Теректы-Сая (Вахрамеев, 1952, табл. XVI, фиг. 2), что позволяет нам относить его к *Lindera jarmolenkoi*.

С *Lindera jarmolenkoi* следует, по-видимому, сближать также фрагмент двулопастного (?) листа, определенного И. В. Палибиным как *Cocculus extinctus* Velen. (Палибин, 1937, табл. IV, фиг. 26). Полной уверенности в принадлежности его к *Lindera jarmolenkoi*, однако, нет, поскольку третичное жилкование сохранилось плохо, а также неясно место отхождения базальных жилок.

Сомнительно отнесение к лавровым фрагментарного отпечатка (обр. 89/5895, ВСЕГЕИ) нижней части листа с основанием из сеномана Тас-Арана (З. Казахстан), определенного А. Н. Криштофовичем и В. А. Вахрамеевым как *Sassafras polevoii* и обнаруживающего некоторое сходство с отпечатками меловых видов рода *Platanus*.

А. В. Ярмоленко (1935) отпечатки, первоначально описанные под видовым названием *Aralia polevoii* Krysht., отнес к *Sassafras* на основании характера их жилкования, так как полагал, что отпечатки листьев с Сахалина и из Кзыл-Джара имеют жилкование, типичное для этого рода. Сходство с листьями *Sassafras* проявляется также в форме листа, его основания, средней доли и верхушек долей. В отношении отпечатка листа из Кзыл-Джара Ярмоленко был прав, выделяя его из аралиевых и сопоставляя с листьями лавровых, что нельзя сказать об отпечатках листьев из Мгача, обнаруживающих родство с аралиевыми. Однако представляется более правильным отпечаток листа из Кзыл-Джара относить не к *Sassafras* а к роду *Lindera*. Отхождение базальных жилок от основания листа или на небольшом расстоянии от него, их низбегание характерны для современного вида *Lindera triloba* Blume. Эти отпечатки сходны в размерах и форме листа, форме выемок, основания, в перетянутости средней доли, в характере вторичного и третичного жилкования, а также по отсутствию крупных жилок ниже основания базальных.

Отличия *L. jarmolenkoi* и *L. triloba* касаются лишь формы верхушек долей, средней доли, направления долей и углов отхождения вторичных и третичных жилок (см. таблицу).

Lindera jarmolenkoi имеет большое сходство с американским видом *L. venusta* Lesq. (Lesquereux, 1892, tab. XVI, fig. 1, 2) из верхнемеловых отложений Дакоты в очертании листовой пластинки, размерах, типе жилкования (табл. I, *5*; табл. II, *5*). К сожалению, о деталях жилкования отпечатков листьев, приведенных у Лекере, мы вынуждены судить по рисункам и лишены возможности просмотреть оригиналы, что не позволяет нам в настоящее время отождествлять эти виды.

Следует отметить также сходство *Lindera jarmolenkoi* с *L. masonii* Lesq. из меловых отложений Дакоты (Lesquereux, 1892, p. 96, tab. XVIII, figs. 9—10) в размере и форме листа, форме основания и средней доли, в некоторой удаленности базальных жилок от основания. Листья *L. jarmolenkoi*, однако, имеют более широкие закругленные выемки. На рисунке *L. masonii* Lesq. жилкование видно плохо, что не дает нам возможности судить с какой-либо определенностью о родстве этой формы с нашим видом.

Геологическое распространение. Сеноман З. Казахстана (Теректы-Сай), н. сеноман ю.-в. Закавказья (долина р. Ауш, Даралагез), турон Ц. Казахстана (с.-з. Каратау, урочище Кзыл-Джар).

Araliopsoides cretacea (Newb.) Berry p. p.

Табл. III, *1*, *7*

1916, Maryland Geol. Surv., Upper Cret. : 879, tab. LXXIV, fig. 3; tab. LXXXIV, figs. 1, 2; tab. LXXXV, figs. 1, 3, 5, non figs. 2, 4; tab. LXXXVIII, figs. 1, 2, non fig. 3. — *Sassafras cretaceum* Newberry p. p. 1868, Notes on the later extinct fl. of N. Amer.: 14; ejusd. 1878, Ill. Cret. and Tert. pl. : tab. VI, fig. 4, not figs. 1, 2, 3; ejusd. 1898, The later extinct fl. of N. A. : tab. VI, fig. 1, 4, not fig. 2, 3; not tab. VII, fig. 1—3; not tab. VIII, fig. 1, 2; Berry 1902, Notes on Sassafras : 444; Ярмоленко 1935, Верхнемеловая флора с.-з. Каратау : 11, табл. I, фиг. 1; табл. II, фиг. 6.— *S. (Araliopsis) cretaceum* Newb., Lesquereux 1874, Contrib. to the fossil flora of the West. Terr. I, Cret. Fl. : 8, tab. XII, fig. 2, not tab. XI, fig. 1—2; ejusd. 1883, Contrib. to the fossil flora of the West. Terr. III, The Cret. and Tert. Fl. : 56. — *Araliopsis cretacea* (Newb.) Berry 1911, Contrib. to the mesosoic flora of the atlant. coastal plain VII : 413, nom. nud.

Лектотип: Сеноман-туронские отложения Дакоты (С. Америка), Newberry, 1898 : 98, tab. VI, fig. 1 (*Sassafras cretaceum* Newb.). Выделен Берри (Berry, 1902 : 444) (табл. III, *7*).

Диагноз вида (Newberry, 1868).

Листья черешчатые, с низбегающим основанием, очень гладкие сверху, с выдающимися жилками снизу, трехлопастные; лопасти цельные и острые. Жилкование хорошо выражено; центральная жилка прямая или почти прямая; базальные жилки отходят от нее под углом 30°; вторичные жилки правильно дугообразно изгибаются. От них под прямым углом отходят жилки 3-го порядка, а от них жилки 4-го порядка под тем же углом, образуя сеть жилок из почти квадратных ячеек.

Сравнение. В коллекции Е. П. Коровина из Кзыл-Джара имеется почти полный отпечаток трехлопастного листа с подогнутой лопастью и фрагментарный отпечаток боковой лопасти, которые Ярмоленко (1935) отнес к *Sassafras cretaceum* Newberry. Однако вслед за Берри (Berry, 1916) мы рассматриваем их в роде *Araliopsoides* Berry. Ньюберри понимает вид широко и включает в него различные листовые формы с цельным и зубчатым краем типа *Platanus*, *Sassafras*, *Cissites* и *Aralia* s. l., имеющие некоторые признаки сходства между собой, а также формы, описанные Лекере (Lesquereux, 1874) в качестве самостоятельных видов — *Sassafras mudgei* Lesq., *S.* (?) *subintegrifolium* Lesq., *S. harkerianum* Lesq., *S. (Araliopsis) cretaceum* Newb. var. *dentatum* Lesq., *S. acutilobum* Lesq., *S. (Araliopsis) cretaceum* Newb. var. *obtusum* Lesq. Таким образом, *S. cretaceum* Newb. — сборный вид, требующий ревизии на основе большого материала и при обязательном просмотре отпечатков листьев или в крайнем случае их хороших фотографий.

Лектотип *Araliopsoides cretacea* (Newb.) Berry (табл. III, *7*) наиболее полно соответствует первоописанию вида и имеет значительное сходство с некоторыми современными листьями *Sassafras* в очертании и цельнокрайности листовой пластинки, низбегании основания, в форме выемок

между лопастями, в приподнятости базальных жилок, характере вторичного жилкования. Однако этот лист не имеет характерного для *Sassafras* жилкования в области синуса; при этом средняя лопасть совсем не перетянута, вторичные жилки более прямые, частые, более круто восходящие, лишь у края листа дугообразно изогнутые, третичная сеть жилок также иного типа, чем у *Sassafras*.

Изучение отпечатка трехлопастного листа (табл. III, *1*) из Кзыл-Джара (Ярмоленко, 1935, табл. I, фиг. 1, обр. 105/407) показало, что на хорошо сохранившемся участке края средней лопасти видны два маленьких отставленных друг от друга зубчика, в которые направляются мелкие жилки, ответвляющиеся от вторичных жилок; маргинальная жилка синуса отсутствует; наблюдается вильчатое деление вторичных жилок; форма выемки и средней доли иная, чем у *Sassafras*. Кроме некоторого сходства в форме листа и характере отхождения базальных жилок, отпечаток не имеет ничего общего с этим родом. Сравнение казахстанской формы с лектотипом *Araliopsoides cretacea* выявило большое сходство их в очертании листовой пластинки, в форме основания и средней лопасти, в приподнятости базальных жилок. Однако лист из Кзыл-Джара мельче, с более узкими боковыми лопастями и с иной формой выемки. Отмеченные различия в форме листа и невозможность просмотра оригинального материала Ньюберри не позволяют нам с достаточной достоверностью отнести отпечаток из Казахстана к *A. cretacea*. Что же касается отпечатка боковой лопасти (Ярмоленко, 1935, табл. II, фиг. 6), то он настолько фрагментарен, что нет полной уверенности в его принадлежности к *A. cretacea*.

Отнесение отпечатков листьев с цельным краем к роду *Sassafras* сомнительно. Что же касается форм с зубчатым или неяснозубчатым краем, в частности и отпечатка листа, описанного из Кзыл-Джара, то необходимо исключить их из рода *Sassafras*.

Неясная зубчатость края листа, вильчатая раздвоенность вторичных жилок, отличие в форме выемок и средней доли отпечатка листа из Кзыл-Джара от листьев *Sassafras* дают нам полное основание исключить этот отпечаток из рода *Sassafras* и рассматривать его, следуя Берри, в роде *Araliopsoides*, сближая его с аралиевыми.

Геологическое распространение. Сеноман—турон С. Америки (свиты Дакота и Раритан), турон Ц. Казахстана (с.-з. Каратау, урочище Кзыл-Джар).

В заключение кратко остановимся на остальных меловых формах, описанных как *Sassafras ussuriensis* Krassilov, *S. klimovitzkajae* Samssonov, *Sassafras* aff. *thermale* Brown и *Sassafras* sp. Не вызывает сомнений ошибочность отнесения их к роду *Sassafras*. Однако вопрос об их систематической принадлежности остается пока нерешенным.

S. ussuriensis Krassilov описан В. А. Красиловым (1965, 1967) из нижнего мела (альба) Приморья (восточное побережье Уссурийского залива, мыс Палец) (табл. I, *4*; табл. II, *6*). Край листа виден плохо, жилкование представлено неполно. Третичное жилкование на отпечатках отсутствует. Имеется некоторое сходство *S. ussuriensis* с листьями *Sassafras*. Так, можно отметить приподнятость базальных жилок над основанием листа, клиновидное основание, низбегающее на черешок, отхождение вторичной жилки к выемке, намек на маргинальную жилку выемки. Следует отметить, что листья подобной формы встречаются и у аралиевых, а плохая сохранность третичного жилкования не позволяет нам вполне достоверно отнести их к лавровым.

Sassafras klimovitzkajae Samssonov описан С. К. Самсоновым (1966, 26, табл. IV, *1*, *2*) из в. мела (турона) Ц. Казахстана (с.-з. Каратау, Кзыл-Джар). Эта форма ошибочно сближается с родом *Sassafras*, о чем свидетельствуют отхождение базальных жилок от основания листа, форма листа и лопастей, отхождение второй пары жилок, кроме базальных, от основания листа. Определения *Sassafras* aff. *thermale* и *Sassafras* sp. из верхнего мела Каратау (Самсонов, 1967) являются ошибочными, так как отпечатки, известные под этими названиями, не имеют ничего общего с листьями *Sassafras*.

Итак, на основании изучения меловых находок, относимых к роду *Sassafras*, мы приходим к выводу об отсутствии вполне достоверных ископаемых остатков этого рода на территории Советского Союза в меловых отложениях.

ЛИТЕРАТУРА

Вахрамеев В. А. (1952). Стратиграфия и ископаемая флора меловых отложений Западного Казахстана. Регион. стратигр. СССР, 1. — Вахрамеев В. А. (1958). Стратиграфия и ископаемая флора юрских и меловых отложений Вилюйской впадины и прилегающей части Приверхоянского краевого прогиба. Регион. стратигр. СССР, 3. — Вахрамеев В. А. (1966). Позднемеловые флоры тихоокеанского побережья СССР, особенности их состава и стратиграфическое положение. Изв. АН СССР, сер. геолог., 3. — Имханицкая Н. Н. (1966). К строению эпидермы листа современных и ископаемых представителей рода *Sassafras* (*Lauraceae*). Бот. журн., 1. — Имханицкая Н. Н. (1967). Сравнительноморфологическое изучение листа видов рода *Sassafras* и *Lindera triloba* Blume (*Lauraceae*). Бот. журн., 6.— Красилов В. А. (1965). Новые находки покрытосеменных растений в нижнемеловых отложениях Приморья и их значение для стратиграфии. ДАН СССР, 160, 6. — Красилов В. А. (1967). Раннемеловая флора Южного Приморья и ее значение для стратиграфии. — (Криштофович А. Н.) Kryshtofovich A. N. (1918a). On the cretaceous flora of Russian Sakhalin. Journ. Coll. Sci. Univ. Tokyo, 40 (8). — (Криштофович А. Н.) Kryshtofovich A. N. (1918). On the cretaceous age of the «Miocen flora» of Sakhalin. Amer. Journ. Sci., 46. — Криштофович А. Н. (1920). О меловой флоре русского Сахалина. Изв. Геолог. ком., 39, 3—6. — Криштофович А. Н. (1937). Меловая флора Сахалина. Мгач и Половинка. Тр. Дальневост. ФАН СССР, сер. геолог., 2.— Криштофович А. Н. (1938). Верхнемеловые растения бассейна реки Колымы. Матер. по изуч. Колым.-Индигирск. края, сер. 2, Геолог. и геоморф., 15. — Криштофович А. Н. (1946). Эволюция растительного покрова в геологическом прошлом и ее основные факторы. Матер. по истории флоры и растит. СССР, 2. — Криштофович А. Н. (1962). Меловая флора Сахалина. Мгач и Половинка. Избр. тр. под ред. Т. Н. Байковской, 2.— Лебедев И. В. (1962). Верхнемеловые растения. В сб.: Биостратиграфия мезозойских и третичных отложений Западной Сибири. Тр. СНИИГГИМС, 22. — Палибин И. В. (1937). Меловая флора Даралагеза. Тр. БИН АН СССР, сер. 1, 4. — Самсонов С. К. (1964а). Новые данные о верхнемеловой флоре Каратау. Биостратигр. и палеогеогр. мезо-кайнозоя нефтегазоносн. отлож. ю.-в. СССР. — Самсонов С. К. (1964б). Новые данные о возрасте верхнемеловых отложений Каратау. ДАН СССР, 154, 4. — Самсонов С. К. (1966). Новые данные по верхнемеловой флоре Северо-Востока Средней Азии. — Самсонов С. К. (1967). К вопросу о флоре аридного пояса верхнемеловой эпохи. Мезозой нефтегазоносн. обл. Ср. Азии (биостратигр. и палеогеогр.). — Самылина В. А. (1960). Покрытосеменные растения из нижнемеловых отложений Колымы. Бот. журн., 3. — Тахтаджян А. Л. (1966). — Основные фитохории позднего мела и палеоцена на территории СССР и сопредельных стран. Бот. журн., 9. — Шапаренко К. К. (1956). История сальвиний. Тр. БИН АН СССР, сер. VIII, Палеобот., 1. — Ярмоленко А. В. (1935). Верхнемеловая флора северо-западного Каратау. Тр. САГУ, сер. 8в, Ботаника, 28. — Berry E. W. (1902). Notes on *Sassafras*. Bot. Gaz., 34. — Berry E. W. (1911). Contributions to the Mesozoic flora of the atlantic coastal plain. VII. Bull. Torrey Bot. Club, 38. — Berry E. W. (1916). Upper Cretaceous, 1, 2. Maryland Geological Survey. — Lesquereux L. (1874). Contributions to the fossil flora of the Western Territories. I. Cretaceous Flora. Hayden's Report U. S. Geol. Surv., 6.— Lesquereux L. (1883). Contributions to the fossil flora of the Western Territories. III. The Cretaceous and Tertiary floras. Hayden's Report U. S. Geol. Surv. Terr., 8. — Lesquereux L. (1892). The flora of the Dakota group. Monogr. U. S. Geol. Surv., 17. — Newberry J. S. (1868). Notes on the later extinct floras of North America. Ann. Lyceum Nat. Hist. N. J., 9. — Newberry J. S. (1878). Illustrations of Cretaceous and Tertiary plants of the Western Territories of the United States. U. S. Geol. and Geogr. Surv. Terr. — Newberry J. S. (1898). The later extinct floras of North America. Monogr. U. S. Geol. Surv., 35.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 14 II 1966).

SUMMARY

The object of these studies were the fossil plants from the Cretaceous deposits of the Soviet Union hitherto identified as the representatives of the genus *Sassafras*. After a critical revision of these fossil species [identified earlier as *S. kolymensis* (Krysht.) Baik., *S. ussuriensis* Krassilov, *S. polevoii* (Krysht.) Jarm., *S. cretaceum* Newb., *S. klimovitzkajae* Samssonov, *Sassafras* aff. *thermale* (Lesq.) Brown, *Sassafras* sp.] a conclusion is drawn that there are no fossil remains in the Cretaceous deposits of the U. S. S. R. that could be for certain assigned to the genus *Sassafras*. The leaf imprints studied show that these plants belonged to the genera of the families *Araliaceae* and *Lauraceae*. A new fossil genus, *Sachalinella* Imch. gen. nov. (*Araliaceae*) and a new fossil species, *Lindera jarmolenkoi* Imch. sp. n. (*Lauraceae*) are described.

УДК 581.84 : 581.45 : 582.736 (213.5) (61)

Б. Р. Васильев

К АНАТОМИИ ЛИСТА НЕКОТОРЫХ ДРЕВЕСНЫХ БОБОВЫХ АФРИКАНСКОЙ САВАННЫ

С 7 рисунками

B. R. VASILIYEV. A CONTRIBUTION TO THE AHATOMY OF SOME ARBOREOUS LEGUMES OF THE AFRICAN SAVANNA

Проблема засухоустойчивости является в экологии центральной в силу ее большого теоретического и прикладного значения. В литературе почти отсутствуют работы анатомо-морфологического плана, посвященные приспособлению растений саванны к засушливым условиям. Ряд иностранных исследователей занимался этим вопросом (Lothelier, 1893; Bhimaya, Kaul, 1965; Merida и др., 1965).

Из работ О. Н. Радкевич (1928), О. В. Заленского и В. Н. Свешниковой (1956), В. К. Василевской (1965) и других авторов известно, что строение листа отражает приспособление растения к световому, водному и солевому режиму; поэтому лист может служить индикатором экологического типа растения.

В данной работе я останавливаюсь на анатомии листа представителей порядка Бобовых, так как при сравнении экологической приспособленности растений желательно использовать филогенетически близкие таксоны (Келлер, 1940).

Из 2000 видов, известных для Западной Африки, порядок *Leguminosales* включает 534 вида, т. е. составляет 26.7% всей флоры, занимая первое место среди наиболее широко распространенных порядков в этом районе земного шара. В моих сборах представители Бобовых составляют 17—20% древесных и кустарниковых растений саванны: из них 50% принадлежат к сем. *Mimosaceae*, 35% — к *Caesalpiniaceae* и только 15% — к *Papilionaceae*. В связи с бедностью видового состава удельный вес каждого вида во флоре высок, поэтому, учитывая возможность упущения в сборах, к этим данным следует относиться с определенной осторожностью.

Начало образования современного рельефа Западной Африки относится к континентальному периоду, продолжавшемуся с каменноугольного времени до меловой и третичной трансгрессии. Мягкий и теплый климат этой области с течением времени становится все менее влажным, сухость неизменно возрастает. Скорость аридизации, а следовательно и продвижения пустыни на юг к Гвинейскому заливу также все увеличивается, особенно начиная с XVI столетия, с того времени, когда р. Нигер перестала впадать во внутренние водоемы Западной Сахары. Скорость наступления Сахары в районе р. Сенегал, по имеющимся данным, составляет 1 км в год в течение последних трех столетий (Шокальская, 1948). Это вызвано не только аридизацией климата, но и деятельностью человека, регулярными пожарами.

Почти сплошным покровом латерит одевает возвышенные плато Экваториальной и Западной Африки. Слоистый латеритный материал,

чередуясь с песчаником, идет на глубину, достигающую десятков метров. Реакция почвы кислая, pH не ниже 5.4—5.5.

Основной чертой современного климата Западного Судана являются высокие температуры года, превышающие иногда в течение самого жаркого месяца, мая. 43°, причем средние месячные очень редко опускаются ниже 21°; годовые амплитуды от 8 до 11°. Три сезона различают здесь в году: 1) прохладный и сухой; 2) жаркий, сухой; 3) жаркий, дождливый. Климат суданского типа характеризуется сухими зимами и летними осадками, выпадающими во время максимума испарения, что сильно снижает их значение для увлажнения почвы (рис. 1). Количество годовых осадков, составляющее 250—500 мм для Мопти, увеличивается к югу. В Бомако оно достигает уже 750—1000 мм. По всей вероятности, в подобных своеобразных почвенно-климатических условиях и формировалась растительность саванны.

Рис. 1. Годовой ход температуры и влажности воздуха (г. Мопти).

1 — среднемесячная температура воздуха; 2 — среднемесячная относительная влажность воздуха. *По оси абсцисс* — месяцы; *по левой оси ординат* — температура в °С; *по правой оси ординат* — относительная влажность воздуха в процентах.

Характерным признаком саванн служит преобладающий, хорошо развитый злаковый ярус и разбросанные более или менее редко экземпляры деревьев и кустарников. В окрестностях Мопти, где автор проводил свою работу, преобладает «акациевая» или «вооруженная» (Trochain, 1940) саванна, называемая Вайбелем (Waibel, 1937), Шевалье (Chevalier, 1933) и Обревилем (Aubréville, 1949) также «колючекустарниковой степью». Ее травостой, состоящий из злаков, которые придают саванне в сухой сезон желто-бурую окраску, и характеризующийся во время дождей свежей зеленью листвы, не превышает 1 м, деревья от 3 до 15 м высоты. В Африке колючекустарниковая степь пояса Сахель тянется от широты Сенегала и оз. Чад по южной окраине Сахары. пересекая континент, в направлении Кордофана и северной Эфиопии. Восточноафриканский участок этой степи простирается от внутренних районов п-ова Сомали через восточную Кению и далее на юг; южноафриканский пояс тянется от юго-западной Анголы до южных окраин Родезии, захватывая юго-запад Мадагаскара.

Растения, произрастающие здесь, переносят длительную засуху (до 8 месяцев).

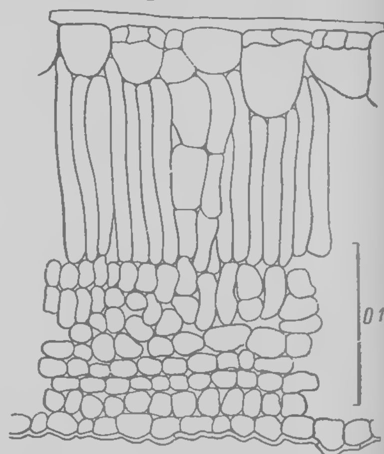


Рис. 2. Поперечный срез дорзивентрального листа *Cassia siamea*.

Структура листьев исследованных *Leguminosales* довольно разнообразна. В пластинке листочков всех бобовых четко дифференцирована палисадная ткань. У изученных видов встречаются изопалисадный и изолатеральный типы листа, но подавляющее большинство имеет дорзивентральные листья. Необходимо отметить, что при дорзивентральном строении лист не имеет, однако, типичной губчатой ткани. Хлоренхима с нижней стороны листа представлена мелкими, слегка вытянутыми перпендикулярно поверхности клетками, плотно примыкающими одна к другой (рис. 2). Межклетники, если выражены, то слабо, а воздухоносные полости располагаются часто только непосредственно над устьичным аппаратом. Сравнивая процентное отношение видов с разным типом листа, можно сделать вывод, что именно в сем. *Mimosaceae* эволюция

идет в направлении образования изолатеральной и даже изопалисадной структуры из исходной дорзивентральной (табл. 1).

Очевидно, развитие палисадной ткани в сем. *Mimosaceae* стоит в связи с увеличением подвижности их мелких листочков. Они способны становиться параллельно направлению солнечных лучей, избыточных в этих широтах; то же самое можно предположить и относительно листьев *Cassia obovata* (рис. 3) и *Bauhinia rufescens* из сем. *Caesalpiniaceae*.

ТАБЛИЦА 1

Соотношение типов листа у изученных бобовых (в %)

Тип листа	*Mimosaceae*	*Caesalpiniaceae*	*Leguminosales*, включая *Papilionaceae*
Дорзивентральный	55.6	80	64
Изолатеральный	22.2	10	18
Изопалисадный	22.2	10	18

Только 30% изученных бобовых имеют лист площадью более 100 см², у 64% он занимает менее 50 см², достигая у *Acacia seyal* лишь (6) 8 (10) см², а у *Indigofera* sp. — 2 см² (табл. 2). Для сем. *Caesalpiniaceae* характерна однорядная палисада, хотя у *Bauhinia reticulata* она достигает 6 слоев, а у изопалисадного листа *B. rufescens* — 10. В сем. *Mimosaceae* палисада, как правило, 2—3-слойная. Клетки, составляющие палисадную ткань, узкие (5—8 μ в диаметре) и длинные (около 30 μ), достигая 120 μ у *Cassia siamea*. У подавляющего большинства видов (71%) палисада составляет более половины всей хлоренхимы, а у 43% растений даже более трех четвертей. Мезофилл у всех бобовых, за редким исключением, мелкоклеточный, очень плотный и многослойный. У 68% видов он имеет более 5 слоев и у 36% — более 7. *Tamarindus indica*, *Parkinsonia aculeata*, некоторые виды *Acacia* обнаруживают в клетках палисады тонкие поперечные перегородки, указывающие на сохранение меристематичности материнской клетки и после утолщения ее оболочки (рис. 4). Эти деления не вызывают ни разрастания, ни утолщения листа, так как стенки материнской клетки уже сформированы полностью. Явление это ведет, с одной стороны, к омоложению тканей, а с другой — к еще большей мелкоклеточности и многослойности мезофилла. У *Cassia siamea*, *C. sieberiana* и *Parkia biglobosa* подобные деления наблюдаются даже в эпидерме, но здесь они усложняются еще последующими периклинальными делениями верхней дочерней клетки (рис. 2, 5).

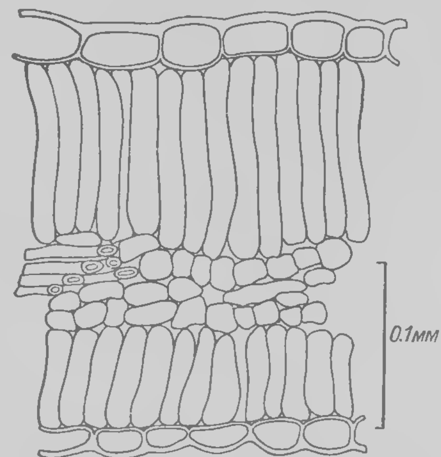


Рис. 3. Поперечный срез изолатерального листа *Cassia obovata*.

Толщина листовой пластинки, несмотря на ее многослойность, небольшая и обычно колеблется от 0.1 (*Acacia macrostachia*) до 0.3 мм (р. *Cassia*, р. *Bauhinia*, *Parkia biglobosa*), что связано с общей мелкоклеточностью органа. В мезофилле можно обнаружить клетки, содержащие дубильные вещества (*A. macrostachia*, *A. scoprioides*, *Mimosa pigra*), кристаллы оксалата (*Acacia* sp., р. *Bauhinia*) или слизи, что, по мнению

ТАБЛИЦА 2

Анатомические характеристики листьев изученных бобовых

Название растения	Толщина листовой пластинки в мм	Площадь листа в см²	Верхняя эпидерма: Количество устьиц на 1 мм²	Верхняя эпидерма: Количество эпидермальных клеток на 1 мм²	Верхняя эпидерма: Толщина верхней стенки эпидермальных клеток в μ	Нижняя эпидерма: Количество устьиц на 1 мм²	Нижняя эпидерма: Длина устьиц в μ	Нижняя эпидерма: Ширина устьиц в μ	Нижняя эпидерма: Количество эпидермальных клеток на 1 мм²	Нижняя эпидерма: Толщина верхней стенки эпидермальных клеток в μ	Нижняя эпидерма: Количество волосков на 1 мм²	Мезофилл: Толщина палисады в мм	Мезофилл: Число рядов палисады	Мезофилл: Коэффициент палисадности	Мезофилл: Число рядов губчатой ткани
Mimosaceae															
Acacia macrostachia Benth.	0.11	300	—	2150	3	—	12	7	—	1	Много	0.04	1	0.5	4
A. scorpioides L.	—	22	100	1500	—	200	18	10	1500	—	—	—	—	—	—
A. sieberiana DC	0.15	20	—	1980	5	280	28	15	2440	5	—	0.04	2	0.36	4
A. seyal Del.	0.28	8	122	1100	10	233	20	10	1500	8	—	0.19	6—9	1	—
Acacia sp.	0.15	6—8	400	1560	2	510	13	5	2500	2	—	0.07	5	0.62	3
Albizzia lebbek Benth.	0.12	350	—	2386	3	720	15	5	3600	4	20	0.05	2	0.5	3—4
Mimosa pigra L.	0.13	25	175	1500	2	400	18	13	2000	2	—	0.08	1—3	0.63	3
Parkia biglobosa Benth.	0.26	350	—	3340	5—6	390	26	19	3450	3	—	0.09	1	0.42	5
Caesalpiniaceae															
Cassia obovata Collad	0.26	60	250	1450	5—10	350	21	16	1800	3—4	20	0.16	2	0.76	3
C. siamea Lam.	0.26	100	—	1610	5	570	19	13	3000	3	45	0.12	1	0.53	6
C. sieberiana DC.	0.16	120	—	4100	5	520	17	10	3890	4	145	0.05	1	0.48	4
Bauhinia rufescens Lam	0.25	3	70	2700	3	280	18	10	4150	2.5	180	0.21	10	1	—
B. reticulata DC.	0.40	50	—	2040	1	—	18	13	—	1	Есть	0.25	6	1	—
Parkinsonia aculeata L.	0.18	10	345	3890	1—2	540	20	12	6050	1.5	66	0.07	2	0.46	5
Poinciana regia Boj.	0.12	200	—	1780	1.5	810	20	10	2700	1	56	0.04	1	0.43	4
Tamarindus indica L.	0.18	18	155	1440	3	280	20	15	1930	3	—	0.07	3	0.53	4
Papilionaceae															
Indigofera sp.	0.16	2	450	2200	2	450	15	3	2200	2	50	0.12	5	0.87	1
Lonchocarpus laxiflorus Guill. et Pierr.	0.22	35		1350	5	400	17	12	2600	3	10	0.18	5	1	-

исследователей, служит признаком ксероморфности структуры. У ряда видов (*A. macrostachia*, *Acacia* sp., *Mimosa pigra*, *Parkinsonia aculeata*) среди тканей листа имеются отдельные слои бесцветных, относительно крупных водозапасающих клеток. Это явление отмечает и Василевская (1965) у *Leguminosales* пустынь Средней Азии и Казахстана.

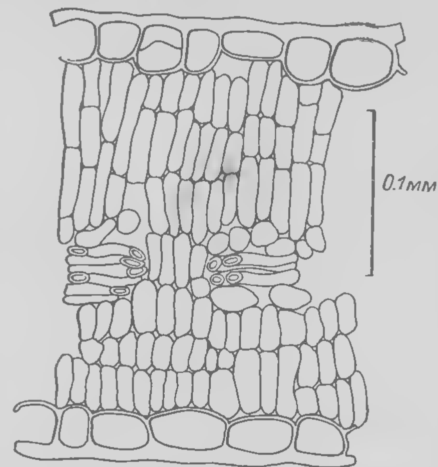


Рис. 4. Поперечный срез изопалисадного листа *Acacia seyal*.

Проводящая система листа густая. Длина жилок достигает 1200—1500 мм на см². Механические ткани располагаются сверху и снизу проводящего пучка или образуют замкнутое влагалище. У р. *Bauhinia*, *Lonchocarpus laxiflorus* и некоторых других видов механическая ткань вместе с проводящим пучком и водозапасающими клетками образует комплексы, подобные двутавровым балкам (рис. 6), что резко увеличивает механическую прочность листа. Создается структура, подобная структуре листа ксерофитных злаков.

Покровные ткани очень мелкоклеточные. 45% бобовых имеют более 2000 эпидермальных клеток на 1 мм². Форма проекции их квадратная, очертания боковых стенок прямолинейные (по терминологии Захаревича, 1954). У трети рассмотренных видов устьица встречаются и на верхней эпидерме. Число их доходит до 350 на 1 мм² у *Parkinsonia aculeata*. В этом случае количество устьиц на нижней эпидерме несколько снижается по сравнению с видами, имеющими их только на нижней стороне листа. Интересно, что такой признак ксероморфизма, как наличие волосков на верхней эпидерме, наблюдается только у 10% видов сем. *Mimosaceae*, тогда как в более мезоморфном сем. *Caesalpiniaceae* он встречается у 55% представителей.

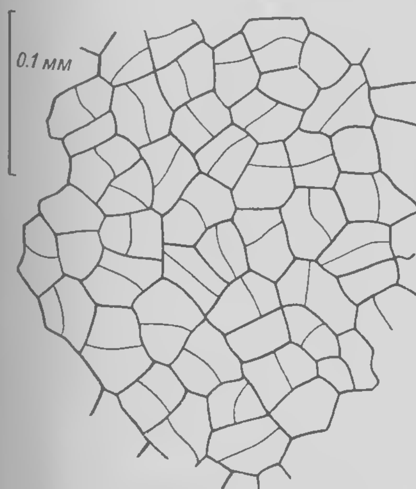


Рис. 5. Верхняя эпидерма листа *Cassia siamea*.

В целом же 60% *Leguminosales* имеют опушение с нижней стороны и только 40% — с обеих сторон листа. Волоски одно-двуклеточные, реже многоклеточные, иногда железистые (р. *Bauhinia*). Наружная стенка клеток верхнего эпидермиса во многих случаях (55%) не превышает 2—3 μ. Она может быть сильно выпуклой (*Cassia obovata*, *Bauchinia rufescens*, *Mimosa pigra*) и иногда образует сосочки (*Lonchocarpus laxiflorus*). Иногда эпидермальных клетки крупные, выполняют водозапасающую функцию. Аналогичные картины встречаются в нижней эпидерме, состоящей из мелких клеток (с проекцией квадратной или прямоугольной формы) с прямолинейными или округло-прямолинейными боковыми стенками. Количество их на 1 мм², как правило, 2500—3500, достигая 6000 у *Parkinsonia aculeata*. Устьичный аппарат большинства видов рубиациодного типа, кроме видов *Bauhinia*, *Indigofera* sp. и *P. aculeata* (рис. 7), имеющих ранункулоидный тип устьиц. Устьица мелкие, 13—20 μ длины и 5—15 μ ширины. Число их варьирует от 200 (*Acacia scorpioides*) до 810 (*Poinciana regia*) на 1 мм².

Род *Bauhinia* резко отличается от остальных *Leguminosales* по морфологическим и анатомическим характеристикам листа, в связи с чем пред-

ставляется интересным описание анатомического строения этого органа у *B. reticulata*.

Лист этого вида двухлопастной, площадью 40—50 см², имеет самую толстую листовую пластинку среди изученных видов — 0.4 мм. Верхняя эпидерма слабо опушена (30—40 волосков на 1 мм²), не имеет устьиц и состоит из клеток (с квадратной формы проекции) с прямолинейным очертанием боковых стенок и с очень тонкой (1 μ) верхней оболочкой.

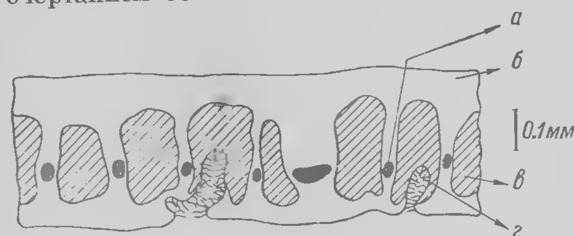


Рис. 6. Поперечный срез листа *Bauhinia reticulata* (схема).

а — проводящий пучок; *б* — водозапасающая и механическая ткань; *в* — хлоренхима; *г* — место расположения устьиц.

Эпидермальных клеток около 2000 на 1 мм², их высота всего 13 μ. Эпидермис подстилают три слоя бесцветных водозапасающих клеток. Хлоренхима листа занимает 52—53% его высоты, объем же ее значительно меньше, что видно из рис. 6. Она состоит из 6 слоев сильно вытянутых столбчатых клеток, имеющих 30—40 μ длины при 8—13 μ ширины. По строению мезофилла лист можно назвать изопалисадным. Величина межклетников увеличивается с приближением к нижней поверхности. Мезофилл подобного типа описан (Merida, 1965) у *Myrica caracasiana* H. B. K.

Проводящие пучки окружены механическими и водозапасающими тканями, которые смыкаются с бесцветной гиподермой, подстилающей верхнюю и нижнюю эпидерму. Нижняя сторона листа бороздчатая, так как над проводящими пучками образуются гребни, во впадинах между которыми можно обнаружить относительно крупные, многочисленные устьица. Смежные с ними эпидермальные клетки превращаются в одноклеточные волоски; таким образом, несмотря на изопалисадность мезофилла, лист *B. reticulata* дорзивентрален.

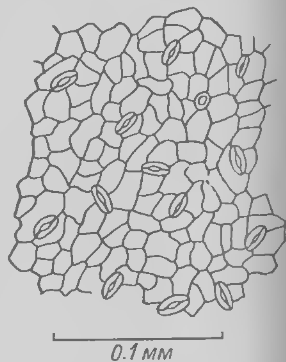


Рис. 7. Нижняя эпидерма листа *Parkinsonia aculeata*.

Изучая своеобразную анатомическую структуру листа этого вида, можно предположить, что растение в связи с затрудненным испарением воды через устьица защищается от перегрева путем интенсивной кутикулярной транспирации. Это тем более вероятно потому, что кутикула и оболочки эпидермальных клеток очень тонки. *Bauhinia rufescens* и *Lonchocarpus laxiflorus* имеют строение листа, переходное от типа *Bauhinia reticulata* к нормальному изопалисадному, а *Bauhinia monandra* — к дорзивентральному типу.

Редукция частей листа как приспособление к засушливым условиям саванны наблюдается почти у всех бобовых, но идет она разными путями. У представителей сем. *Papilionaceae* и *Caesalpiniaceae* лист имеет развитые, но рано опадающие прилистники. Уменьшается число листочков при сохранении их относительно большой площади. Лист *B. reticulata*, например, двухлопастной, хотя его площадь равна 50 см². В сем. *Mimosaceae*, наоборот, наблюдается редукция поверхности листочков при сохранении их большого числа. Общая площадь листа в этом случае остается большой, достигая 300—350 см² у *Acacia macrostachia* и *Parki biglobosa*. В итоге величина поверхности на единицу объема возрастает. Обмен веществ в таком листе, видимо, ускоряется, чему способствует мелкоклеточность и сомкнутость тканей, а также гипертрофия системы транспирации. Все это стимулирует органогенез. Лист *A. macrostachia* длиной 25 см и шириной 5 см имеет, например, до 8500 листочков размером 6 мм. 0.8 мм. У *Parkinsonia aculeata* поверхность листочков редуцирована настолько, что функцию ассимиляции принимает на себя рахис, площадь которого вдвое превышает общую площадь листочков. У подавляющего большинства представителей *Mimosaceae* прилистники превращены в колючки (до 15 см длины у *Acacia sieberiana*); функция их является спорной.

Редукция поверхности и объема листа изученных *Leguminosales* осуществляется, хотя бы отчасти, за счет усиления мелкоклеточности тканей, формирующих лист. Многие растения (р. *Acacia*, р. *Cassia*, *Parkia biglobosa*, *Parkinsonia aculeata*) с наступлением засушливой зимы сбрасывают часть листьев или листочков, уменьшая этим интенсивность транспирации.

Оценивая структуру листа бобовых саванны с экологической точки зрения, можно подчеркнуть следующие характерные ее черты: 1) необычайная мелкоклеточность тканей листа, 2) многослойность ассимиляционной ткани при небольшой толщине листовой пластинки, 3) большая плотность мезофилла, 4) высокий коэффициент палисадности (отношение высоты палисады к общей высоте мезофилла), 5) отсутствие у многих представителей толстой кутикулы и опушения при наличии хорошо развитого транспирационного аппарата.

Строение листа исследованных видов обеспечивает активность физиологических функций в период хорошего увлажнения и в то же время устойчивость в период неблагоприятных условий. Сопоставляя структуру листа изученных бобовых с описанием листа ксерофитов других аридных областей (Volkens, 1887; Келлер, 1938; Шилова, 1965; Василевская, 1965), можно сказать, что растения среднеазиатских пустынь и африканской саванны имеют много общих признаков. Эти конвергентные черты, возникшие у различных растений под влиянием сходных условий существования, являются несомненно жизненно необходимыми. Однако конвергенция даже внутри порядка *Leguminosales* не мешает нам обнаружить специфические черты в анатомическом строении листа представителей различных семейств и видов бобовых саванны.

ЛИТЕРАТУРА

Александров В. Г. и К. Е. Цхакая. (1926). К проблеме степени пластичности листа и о возникновении ксероморфной структуры. Тр. с.-х. опытн. учрежд. Дона и Сев. Кавказа, 9. — Баранов П. А. (1925). Материалы к анатомии горных растений. Бюлл. САГУ, 8. — Василевская В. К. (1941). Анатомо-морфологические особенности растений холодных и жарких пустынь Средней Азии. Уч. зап. ЛГУ, сер. биолог., 14. — Василевская В. К. (1965). Структурные приспособления растений жарких и холодных пустынь Средней Азии и Казахстана. Проблемы совр. бот., 2. — Заленский О. В. и В. М. Свешникова. (1956). Водный режим растений аридных территорий Средней Азии и Казахстана. В кн.: Вопросы географии. — Захаревич С. Ф. (1954). К методике описания эпидермиса листа. Вестн. ЛГУ, 4. — Келлер Б. А. (1938). Главные типы и основные закономерности в растительности СССР. В сб.: Растительность СССР, 1. — Келлер Э. Ф. (1940). Длина жилок и число устьиц на единицу поверхности листа как экологический признак. Растение и среда. — Мокеева Е. А. (1948). К методике изучения анатомии листа. Изв. АН УзССР, 1. — Радкевич О. Н. (1928). Соотношение мягких и твердых тканей у травянистых и полукустарниковых гелиофитов Средней Азии, Изв. Гл. бот. сада СССР, 27, 4. — Рожановский С. Ю. (1952). Сравнительная ксероморфность основных видов Устюрта. Тр. Инст. бот. АН УзССР, 1. — Шилова Н. В. (1965). Строение древесины и листа *Piptanthus* D. Don и *Ammopiptanthus* Cheng F. Бот. журн., 3. — Шмитхюзен Н. (1966). Общая география растительности. — Шокальская З. Ю. (1948). Почвенно-географический очерк Африки. — Aubréville A. (1949). Climats, foréts et désertification de l'Afrique tropicale. — Bhimaya C. P., R. N. Kaul. (1965). Root system of four desert tree species. Ann. Arid Zone, 4, 2. — Chevalier A. (1933). Le territoire géobotanique de l'Afrique tropicale nord-occidentale. Bull. Soc. Bot., 80. — Lothelier M. A. (1893). Recherches sur les plantes à piquants. Rev. Gen. Bot., 5. — Mérida T. (1965). Anatomia foliar de especies del pico de Naiguatá. Acta cient. venezol, 16, 6. — Trochain J. L. (1940). Contribution à l'etude de la végétation du Sénégal. Mem. I. F. A. N., 2. — Volkens G. (1887). Die Flora der Ägyptisch-arabischen Wüste als Grundlage anatomisch-physiologischer Forschungen dargestellt. — Waibel L. (1937). Die Rohstoffgebiete des tropischen Afrika.

Ленинградский государственный университет им. А. А. Жданова.

(Получено 3 II 1967).

Résumé

«Sur l'anatomie de la feuille de quelques Leguminosales arborescents de la savane africaine, par M. Vassiliev B. R.».

Le limbe de la feuille des légumineuses examinées offre un mésophylle de 5 à 11 assises de cellules formant un tissu serré, presque sans lacune. Le tissu en palissade est toujours bien marqué et comprend plus que moitié du mésophylle. Beaucoup de plantes ont la feuille non épaisse (inférieur à 0.2 mm) qui presente un epiderme à parois minces et sans poils. L'appareil de transpiration est fortement developpé.

УДК 582.26 : 591.524.12 : 551.46/546.212+665.59

О. Г. Миронов и Л. А. Ланская

ВЫЖИВАЕМОСТЬ НЕКОТОРЫХ МОРСКИХ ПЛАНКТОННЫХ И БЕНТОПЛАНКТОННЫХ ВОДОРОСЛЕЙ В МОРСКОЙ ВОДЕ, ЗАГРЯЗНЕННОЙ НЕФТЕПРОДУКТАМИ

С 2 рисунками

O. G. MIRONOV AND L. A. LANSKAYA. THE CAPACITY OF SURVIVAL IN THE SEA WATER, POLLUTED WITH OIL-PRODUCTS, INHERENT IN SOME MARINE PLANKTONIC AND BENTHO-PLANKTONIC ALGAE

В последние годы значительно увеличилось загрязнение морей и океанов нефтью и нефтепродуктами. По данным Цо Белла (Zo Bell, 1964), нефтяное загрязнение отмечается не только в прибрежной зоне морей и океанов, но захватывает и их центральные районы. Наши наблюдения, проведенные на Черном море, также свидетельствуют о наличии загрязнения в пунктах, удаленных от берега на десятки миль. В связи с таким значительным загрязнением морей нефтью и нефтепродуктами можно предполагать появление в море нового экологического фактора, который, естественно, окажется небезразличным для морской флоры и фауны. Токсическое влияние нефтяного загрязнения морской воды на организмы моря отмечалось в разное время многими авторами (Купцис, 1901; Roberts, 1926; Hawkes, 1961; North a. Clendenning, 1962). Следует при этом отметить, что сведения по влиянию нефтяного загрязнения на морской фитопланктон крайне ограничены. В доступной нам литературе мы встретили только данные единичных наблюдений, проведенных Л. А. Ланской и Н. Н. Алфимовым, за влиянием соляра на некоторые диатомовые водоросли (Алфимов, 1956). Учитывая это обстоятельство, а также роль морских микроскопических водорослей как основных продуцентов органического вещества в море, мы провели настоящие исследования.

Материал и методика

Опыты ставились с широко распространенными видами фитопланктона и фитобентоса, выделенными из Черного моря, — *Melosira moniliformis* (O. Müll.) Ag., *Ditylum brightwellii* (West) Grun., *Licmophora ehrenbergii* (Kütz.) Grun., *Prorocentrum micans* Ehr., *Coscinodiscus* sp., *Gymnodinium* sp., *Actinocyclus ehrenbergii* Ralfs, *Hyalodiscus* sp. и *Sceletonema costatum* (Grev.) Cl., а также с некоторыми планктонными и бентопланктонными водорослями, выделенными из Атлантического океана — *Gymnodinium kovalevskii* Pitz. и *Navicula* sp., Красного моря — *Gymnodinium* sp. и Средиземного моря — *Platymonas* sp. Для исследования использовались монокультуры указанных водорослей, которые выращивались на питательной среде Аллена-Нельсона (Allen a. Nelson, 1910) в условиях равномерного, рассеянного дневного освещения и постоянной комнатной температуры. В начале каждого опыта в чашки Бовери с 10—15 мл стерильной морской воды и различным содержанием нефтепродуктов вносили примерно одинаковое количество водорослей. Более крупные формы помещали отдельными клетками или цепочками, мелкие предварительно просчитывали при помощи штемпель-пипетки и в чашки вносили определенный объем просчитанной культуры. После этого чашки Бовери закрывали стеклянными крышками и содержали в условиях, указанных выше. Последующие подсчеты проводились через сутки, а затем на 3-и и 5-е сутки. Количественный учет водорослей проводился обычным

методом прямого счета в 0.1 мл, а иногда и во всем объеме исследуемой воды. С одной концентрацией нефтепродуктов ставилось параллельно 3—5 чашек. Пробы исходной морской воды брали на расстоянии 10 миль от берега, где нефтяное загрязнение отсутствовало или составляло менее 10^{-5} мл/л. Стерилизация морской воды осуществлялась троекратным нагреванием ее до 70°. Из нефтепродуктов использовались керосин и флотский мазут (М-12). Эти нефтепродукты были выбраны потому, что они входят в состав нефтяных фракций, кипящих при температуре 150° и выше, и поэтому не так быстро улетучиваются из морской воды. Необходимая концентрация нефтепродуктов создавалась путем добавления определенных количеств керосина и мазута в известный объем морской воды (для создания концентраций от 10.0 до 0.1 мл/л). Более низкие концентрации нефтепродуктов в морской воде получались путем последовательного разведения стойко эмульгированного керосина или мазута в морской воде с концентрацией 0.1 мл/л.

При изучении влияния временного содержания клеток водорослей в растворе с высокой концентрацией керосина и мазута на их развитие мы пользовались следующей методикой. В чашки Петри с раствором нефтепродуктов вносилось некоторое количество клеток испытуемой водоросли. Затем через определенное время (5, 10, 30 мин. и т. д.) часть клеток отбирали тонкими капиллярами и переносили в стерильную морскую воду (отбирали только клетки без видимых морфологических изменений). Отмывание клеток производилось 5 раз со сменой стерильной морской воды и капилляров. После этого чашки Бовери, в которые помещали отмытые от нефтепродуктов водоросли, оставляли в обычных условиях для наблюдения за их развитием.

В связи с большой вязкостью мазута (что затрудняет использование градуированных пипеток) он предварительно нагревался до температуры 70—75°. Морская вода также подогревалась до 32—34°, чтобы облегчить получение эмульсии. Ввиду невозможности отмеривать десятые доли миллилитра (из-за темной окраски и густоты мазута) делался предварительный подсчет количества его капель в одном миллилитре (для данной пипетки) и определялся объем одной капли.

Полученные данные подвергались статистической обработке. (В приводимых ниже таблицах приводятся величины M± m).

Обсуждение результатов

Результаты наших наблюдений представлены в табл. 1—4 и рис. 1 и 2. Из приведенных в таблицах данных видно, что по мере увеличения концентрации мазута и керосина в морской воде размножение водорослей замедлялось и при содержании, равном 1.0 мл/л, наблюдалось отмирание клеток уже на первые сутки. При концентрации мазута и керосина 0.1 мл/л размножение водорослей значительно замедлялось по сравнению с контролем и у большинства видов наблюдалось отмирание клеток на 3—5-е сутки, а *Gymnodinium kovalevskii* погибал уже в первые сутки. Замедление роста, а в ряде случаев и гибель клеток, отмечались и при более низкой концентрации нефтепродуктов. При более низких концентрациях керосина и мазута в морской воде (0.001 и 0.0001 мл/л) не наблюдалось гибели клеток в течение опыта (т. е. на протяжении 5 суток). При этих концентрациях часто не удавалось обнаружить достоверных различий в развитии водорослей в контроле и морской воде, содержащей нефтепродукты.

Говоря о влиянии той или иной концентрации керосина и мазута в морской воде на водоросли, следует подчеркнуть значительные различия в чувствительности разных видов. Одни виды обладают большей стойкостью к нефтяному загрязнению, другие же весьма чувствительны к наличию в морской воде керосина и мазута. Так, *Actinocyclus ehrenbergii* и *Hyalodiscus* sp. в продолжение 5 суток оставались жизнеспособными при концентрации мазута 1.0 мл/л, а *Gymnodinium kovalevskii* и *Gymnodinium* sp. отмирали при концентрации 0.01 мл/л, т. е. в сто раз меньшей. Еще большее различие в чувствительности наблюдалось у *Ditylum brightwellii* и *Melosira moniliformis* в опытах с керосином (рис. 1 и 2). Так, *D. brightwellii* погибает при содержании керосина 0.01 мл/л в морской воде в течение первых суток, а при концентрации 0.001 мл/л — на 3-и сутки. В то же время *M. moniliformis* оставалась жизнеспособной после 5-суточного пребывания в морской воде, содержащей керосин в концентрации 10.0 мл/л. В данном случае разница в чувствительности видов к загрязнению морской воды составляла 3—4 порядка.

ТАБЛИЦА 1

Развитие некоторых фитопланктонных водорослей, выделенных из Черного моря, при различных концентрациях мазута (в % к первоначальному количеству)

Вид	Длительность опыта (в час.)	Концентрация мазута (в мл/л) 0.0001	0.001	0.01	0.1	1.0	Контроль
Licmophora ehrenbergii	0	100	100	100	100	100	100
	24	260±29	220±12	350±29	169±4	Отмирают	200±12
	72	1062±81	933±97	786±95	276±35	»	1000±12
	120	1152±99	1066±78	1028±208	Отмирают	»	2234±53
Prorocentrum micans	0	100	100	100	100	100	100
	24	119±1	108±3	100±3	102±2	Отмирают	130±14
	72	230±9	252±6	233±3	Отмирают	»	210±6
	120	711±15	671±19	441±16	»	»	484±9
Sceletonema costatum	0	100	100	100	100	100	100
	24	299±12	282±12	245±22	237±27	Отмирают	324±13
	72	4834±96	4860±74	4837±129	Отмирают	»	4764±68
	120	Много	Много	Меньше, чем в 1-м и 2-м вариантах	»	»	Много
Gymnodinium sp.	0	100	100	100	100	100	100
	24	520±28	468±63	447±28	489±28	Отмирают	645±38
	72	999±36	874±67	687±114	520±38	»	1187±62
	120	479±50	437±55	312±18	Отмирают	»	5593±222
Actinocyclus ehrenbergii	0	100	100	100	100	100	100
	24	260±21	223±12	200±24	183±24	170±12	273±12
	72	1080±125	936±112	676±155	380±17	173±12	843±10
	120	1310±189	1736±155	916±92	553±42	133±9	1793±110
Hyalodiscus sp.	0	100	100	100	100	100	100
	24	103±3	100	96±3	100	100	103±3
	72	153±9	143±15	106±9	116±3	100	236±15
	120	156±9	150±18	103±9	160±6	100	260±12

ТАБЛИЦА 2

Развитие некоторых фитопланктонных водорослей, выделенных из Черного моря при различных концентрациях керосина (в % к первоначальному количеству)

Вид	Длительность опыта (в час.)	Концентрация керосина (в мл/л)					Контроль
		0.0001	0.001	0.01	0.1	1.0	
Prorocentrum micans	0	100	100	100	100	100	100
	24	212±13	179±8	226±18	108±9	Отмирают	177±6
	72	525±31	328±15	415±16	102±6	»	291±17
	120	964±50	1013±74	959±48	38±15	»	607±45
Sceletonema costatum	0	100	100	100	100	100	100
	24	403±13	350±16	350±8	Отмирают	Отмирают	324±13
	72	5201±153	5418±130	4828±116	»	»	4767±68
	120	Много	Много	Много	»	»	Много
Gymnodinium sp.	0	100	100	100	100	100	100
	24	687±36	655±36	656±48	604±29	Отмирают	649±38
	72	1166±69	1072±76	1104±21	1051±89	»	1187±62
	120	2406±84	2228±139	2072±86	1968±128	»	5593±222
Actinocyclus ehrenbergii	0	100	100	100	100	100	100
	24	246±18	216±13	306±59	183±6	156	273±12
	72	930±27	660±53	460±53	396±65	Отмирают	843±10
	120	1056±55	773±40	560±66	Отмирают	»	1793±110
Hyalodiscus sp.	0	100	100	100	100	100	100
	24	100	100	93±4	86±3	93	103±3
	72	136±9	120±6	83±3	80±6	Отмирают	236±15
	120	133±16	116±9	76±3	Отмирают	»	260±12

ТАБЛИЦА 3

Развитие некоторых фитопланктонных водорослей, выделенных из Атлантического океана, Красного и Средиземного морей при различных концентрациях мазута (в % к первоначальному количеству)

Вид	Длительность опыта (в час.)	Концентрация мазута (в мл/л)					Контроль
		0.0001	0.001	0.01	0.1	1.0	
Gymnodinium kovalevskii	0	100	100	100	100	100	100
	24	172±9	128±4	114±5	Отмирают	Отмирают	139±13
	72	277±9	239±8	Отмирают	»	»	208±7
	120	548±21	618±16	»	»	»	395±10
Navicula sp.	0	100	100	100	100	100	100
	24	210±14	196±17	212±21	166±5	Отмирают	236±13
	72	931±93	941±49	923±63	»	»	969±51
	120	1985±85	1832±55	1345±78	»	»	2278±91
Gymnodinium sp.	0	100	100	100	100	100	100
	24	140±7	141±8	128±4	Отмирают	Отмирают	147±2
	72	261±11	268±30	161±3	»	»	304±18
	120	478±25	416±40	Отмирают	»	»	457±42
Platymonas sp.	0	100	100	100	100	100	100
	24	310±25	345±8	271±20	231±17	Отмирают	314±27
	72	673±22	653±8	473±13	322±16	»	700±30
	120	3789±316	2312±392	1414±242	299±55	»	3990±116

ТАБЛИЦА 4

Развитие некоторых фитопланктонных водорослей, выделенных из Атлантического океана, Красного и Средиземного морей, при различных концентрациях керосина (в % к первоначальному количеству)

Вид	Длительность опыта (в час.)	Концентрация керосина (в мл/л)					Контроль
		0.0001	0.001	0.01	0.1	1.0	
Gymnodinium kovalevskii	0	100	100	100	100	100	100
	24	176±13	165±10	124±7	Отмирают	Отмирают	143±8
	72	296±36	279±19	Отмирают	»	»	293±27
	120	370±45	444±68	»	»	»	292±19
Navicula sp.	0	100	100	100	100	100	100
	24	139±9	133±9	126±5	113±5	Отмирают	174±12
	72	214±10	178±8	156±8	Отмирают	»	262±14
	120	411±25	442±38	250±13	»	»	381±18
Gymnodinium sp.	0	100	100	100	100	100	100
	24	119±6	121±5	112±3	116±8	Отмирают	147±2
	72	175±15	210±20	138±9	Отмирают	»	304±18
	120	458±34	321±29	321±20	»	»	457±42
Platymonas sp.	0	100	100	100	100	100	100
	24	344±60	292±30	243±22	208±12	107±8	314±27
	72	856±62	653±36	533±70	417±61	Отмирают	700±30
	120	3393±232	2745±205	2423±125	2777±146	»	3990±116

ТАБЛИЦА 5

Влияние временного действия мазута (М) и керосина (К) на последующее развитие водорослей (в % к первоначальному количеству клеток)

Вид	Продолжительность развития в чистой морской воде (в час.)	Время действия нефтепродуктов (в час.)										Контроль
		0.5		1		2		4		6		
		М	К	М	К	М	К	М	К	М	К	
Prorocentrum micans	0	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100
	24	146±7	146±4	136±7	150±6	133±7	133±4	100	130±2	Отмирают	130±6	183±9
	72	330±21	283±12	283±18	280±21	246±18	263±12	Отмирают	246±29	»	226±13	450±22
	120	930±63	743±53	586±56	606±39	426±42	483±22	»	360±44	»	313±20	1026±27
Coscinodiscus sp.	0	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100
	24	156±27	133±24	206±20	140±21	166±7	153±19	160±12	106±6	100	100	180±19
	72	400±22	383±30	573±83	330±61	226±67	220±77	446±69	353±80	Отмирают	Отмирают	920±70
	120	1703±70	1496±217	1120±295	1046±85	Отмирают	653±240	600±12	Отмирают	»	»	3140±210

ТАБЛИЦА 6

Влияние временного действия мазута в концентрации 10 мл/л на последующее развитие *Melosira moniliformis* и *Ditylum brightwellii* (в % к первоначальному количеству клеток)

Вид	Продолжительность развития в чистой морской воде (в час.)	Время действия мазута (в час.)					Контроль
		1	2	4	6	24	
Melosira moniliformis	0	100	100	100	100	100	100
	24	219±3	181±32	111±8	117±5	100	162±13
	72	380±44	787±130	584±32	562±30	427±21	739±49
	120	674±48	4567±670	1767±315	3359±128	1149±149	3327±255
		Время действия мазута в (мин.)					
		5	10	30	60	120	
Ditylum brightwellii	0	100	100	100	100	100	100
	24	130±6	256±59	316±68	167±4	130±6	300±35
	72	430±6	533±55	553±22	Отмирают	Отмирают	2520±125
	120	790±59	820±92	840±32	»	»	10760±95

Находящиеся на поверхности моря нефтепродукты, а также их эмульгированные и растворенные в поверхностном слое морской воды компоненты под действием ветров и течений перемещаются по акватории. Кроме того, попавшие в открытое море нефтепродукты разбавляются в морской воде и их концентрация уменьшается. Можно предполагать, что в ряде случаев контакт фитопланктона с нефтепродуктами в больших концентрациях в морской воде является временным. С целью изучения временного воздействия нефтепродуктов на планктонные водоросли были поставлены дополнительные опыты, результаты которых приведены в табл. 5 и 6. Из приведенных в табл. 5 данных видно, что временный контакт водорослей с морской водой, загрязненной нефтепродуктами, также приводит к замедлению деления клеток и их гибели. Получасовой контакт *Prorocentrum micans* и *Coscinodiscus* sp. с морской водой, содержащей 1.0 мл/л мазута и керосина, обусловил замедление размножения этих водорослей. В данном случае наблюдалась также большая чувствительность *P. micans* к мазутному загрязнению морской воды. Так, после 4-часового контакта этой водоросли с морской водой, содержащей мазут, она погибала на третьи сутки после помещения в чистую морскую воду. После 6-часового пребывания в морской воде с мазутом *P. micans*, будучи помещен в чистую (стерильную) морскую воду, погибал уже в течение первых суток. В то же время 6-часовой контакт этой водоросли с морской водой, содержащей такое же количество керосина, вызывал лишь замедление деления ее клеток, перенесенных в чистую морскую воду. Подобное явление можно было наблюдать и в предыдущих опытах с этой водорослью (табл. 1 и 2).

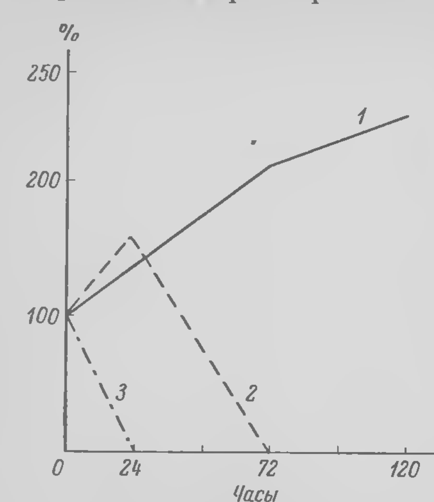


Рис. 1. Развитие диатомовой водоросли *Ditylum brightwellii* в морской воде с различной концентрацией керосина.

По оси абсцисс — сроки наблюдений (в час.); *по оси ординат* — изменение числа жизнеспособных клеток водоросли (в % от первоначального количества). Концентрация керосина: *1* — контроль, *2* — 0.001 мл/л, *3* — 0.01 мл/л.

В связи с полученными данными о большой чувствительности *Ditylum brightwellii* и значительной стойкости *Melosira moniliformis* к нефтяному загрязнению моря (рис. 1 и 2) были проведены опыты для изучения временного действия мазутного загрязнения морской воды на развитие этих водорослей. Результаты приведены в табл. 6.

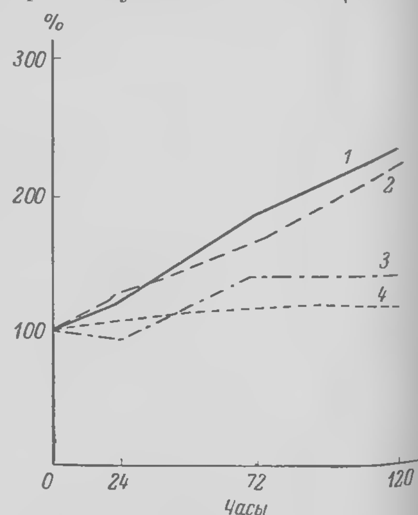


Рис. 2. Развитие диатомовой водоросли *Melosira moniliformis* в морской воде с различной концентрацией керосина.

По оси абсцисс — сроки наблюдений (в час.); *по оси ординат* — изменение числа жизнеспособных клеток водоросли (в % от первоначального количества). Концентрации керосина: *1* — контроль, *2* — 0.001 мл/л, *3* — 0.1 мл/л, *4* — 10.0 мл/л.

Как и следовало ожидать, *M. moniliformis* не потеряла способности к делению после суточного нахождения в морской воде, содержащей 10.0 мл/л мазута. Правда, в течение первых суток размножения ее не наблюдалось, что указывает на некоторое токсическое действие мазута на эту водоросль. С другой стороны, уже 5-минутный контакт *D. brightwellii* с морской водой, содержащей 1.0 мл/л мазута, вызывал статистически достоверную задержку его развития после помещения в чистую морскую воду. Если пребывание этой водоросли в морской воде с мазутом увеличить до одного часа, то клетки ее начинают отмирать на третьи сутки после помещения в чистую морскую воду.

Выводы

1. Отмечены большие различия в чувствительности разных видов водорослей к загрязнению морской воды нефтепродуктами. Летальные концентрации керосина и мазута в морской воде для отдельных видов различаются в несколько тысяч раз.

2. Замедление размножения водорослей и их гибель наблюдались в чистой морской воде после предварительного (в течение минут или часов) пребывания в морской воде, загрязненной нефтепродуктами.

3. Факт токсического действия нефтепродуктов, находящихся в морской воде, на планктонные и бентопланктонные водоросли, выделенные из различных морей, дает основание предполагать наличие некоторых общих закономерностей влияния нефтяного загрязнения на водоросли разных морей и океанов.

ЛИТЕРАТУРА

А л ф и м о в Н. Н. (1956). Об использовании культур диатомовых водорослей для оценки степени загрязнения морских вод. Бот. журн., 11. — К у п ц и с И. Д. (1901). Дальнейшие исследования относительно вредных свойств нефти и ее продуктов для рыб и животных. Вестн. рыбопром., 5—6. — A l l e n E. I. a. E. W. N e l s o n. (1910). On the artifical culture of marine plankton organisms. Journ. Marin. Biol. Ass., 7. — H a w k e s A. Z. (1961). A review of the nature and extent of damage caused by oil pollution at sea. Trans. 26-h N. Amer. wild life a. Nature Resources Conf. — N o r t h W. I. a. K. A. C l e n d e n n i n g. (1962). The effects of waste discharges on kelp. Univ. California, Inst. Marine Resources. Rep. p. 54-4. — R o b e r t s C. H. (1926). Oil pollution. Journ. Consel., 1, 3. — Z o B e l l C. E. (1964). The occurence, effects and fate of Oil polluting the sea. Reprinted from Internat. Conf. on water Pollut. Research, London (1962).

Институт биологии южных морей, г. Севастополь.

(Получено 18 III 1966).

SUMMARY

The data are given on the effect of different concentrations of black oil and kerosene (from 10.0 ml/l to 0.0001 ml/l) on some marine planctonic and bentho-plactonic algae collected from the Atlantic Ocean, Black Sea, Red Sea and Mediterranean Sea. The data are indicative of great differences in the sensitivity of different species to the pollution of sea water with oil products, the lethal concentrations of black oil and kerosene for the most resistant species exceeding by several thousand times those for the most sensitive species.

On the basis of the data obtained it is assumed that there are some general principles governing the effect of the water pollution with oil products on microscopic algae. These principles apeear to be common to different seas and oceans.

УДК 633.15 : 581.14 : 581.143.31 : 631.811.98

М. А. Строганова и В. В. Полевой

ВЛИЯНИЕ ГИББЕРЕЛЛИНА НА СОДЕРЖАНИЕ АУКСИНА В ОТРЕЗКАХ МЕЗОКОТИЛЕЙ КУКУРУЗЫ

С 1 рисунком

M. A. STROGANOVA AND V. V. POLEVOY. THE EFFECT OF GIBBERELLIN ON THE AUXIN CONTENT IN THE MAIZE MESOCOTYLE CUTTINGS

Механизм стимуляции роста растений гиббереллином — предмет многочисленных исследований, большинство из которых опирается на гипотезу о непрямом, опосредствованном ауксином действии гиббереллина. В пользу такой гипотезы говорят данные об увеличении под влиянием гиббереллина содержания ауксина — как диффузионного (Kuraishi a. Muir, 1962, 1963; Sastry a. Muir, 1963), так и экстрагируемого (Nitsch, 1957; Phillips и др., 1959; Fang и др., 1960; Бутенко и др., 1961; Родионова и Рункова, 1963; Гамбург, 1964). Однако в ряде случаев (Hajashi a. Murakami, 1958; Varga a. Bálint, 1966) воздействие стимулирующими рост дозами гиббереллина не приводило к увеличению содержания ауксина. Некоторые авторы (Sirois a. Parups, 1965), наблюдая увеличение содержания ауксина под влиянием гиббереллина, приписывают это недостаточной специфичности биопробы, чувствительной как к гиббереллину, так и к ауксину. Поскольку объектом исследования часто служат интактные растения, а содержание ауксина определяется спустя значительный промежуток времени после обработки гиббереллином, представлялось интересным изучить влияние кратковременной инкубации изолированных отрезков мезокотилей проростков кукурузы в растворе гиббереллина на содержание ауксина в них.

Материал и методы

Для работы мы использовали 4-дневные проростки кукурузы сорта 'Краснодарская 1/49', выращенные на водопроводной воде в темноте при 25°. Отрезки верхней части мезокотилей (на 1 мм ниже узла) длиной 10 мм приготавливали при слабом рассеянном свете. После 2-часового предварительного выдерживания в дистиллированной воде в темноте отрезки раскладывали по 25 штук в чашки Петри с 20 мл дистиллированной воды или раствора гиббереллина (ГК) в концентрации 10 мг/л (препарат гиббереллина получен от Курганского завода медпрепаратов). После 6- и 24-часовой инкубации в темноте при 25° отрезки промывали дистиллированной водой, обсушивали фильтровальной бумагой, взвешивали и фиксировали охлажденным до —70° гексаном.

Определение содержания свободных ауксинов проводили по методике, разработанной в лаборатории биохимии фитогормонов Восточно-Сибирского биологического института (г. Иркутск) для объектов, бедных ауксинами и содержащих большое количество примесей, мешающих анализу. Свободные ауксины извлекали метанолом, применение которого при нашем способе фиксации и измельчения материала давало лучшие результаты в сравнении с серным эфиром. 10 г фиксированного материала заливали 25 мл охлажденного метанола, добавляли гипосульфит из расчета 200 мг на 1 г сырого веса и измельчали с помощью гомогенизатора со скоростью 5000 об/мин. в течение 10 минут при —3—5°. Введение гипосульфита, основанное на его восстанавливающем действии, значительно упростило операцию по устранению мешающего действия соединений полифенольной природы. Гомогенат ткани

переносили с помощью 25 мл метанола в конические колбы на 100 мл. Экстракция свободных ауксинов происходила при встряхивании колб на качалке в течение 2.5 часов при 0—1°. Один раз (через 1.5 часа) проводили смену метанола. Полученный экстракт отделяли от ткани фильтрованием через бумажный фильтр, промывая осадок на фильтре метанолом. Общий объем фильтрата составлял 75 мл. Фильтрат упаривали при пониженном давлении в течение 2—2.5 часов при температуре 55—58°. Водный остаток метанольного экстракта, объемом примерно 1 мл, переносили с помощью 10 мл дистиллированной воды в делительную воронку на 50 мл и подщелачивали насыщенным раствором Na_2CO_3 до pH 10. Ауксины щелочного и нейтрально-щелочного характера извлекали, встряхивая с тремя порциями (по 25 мл) серного эфира, свежеочищенного от перекисей. Водный остаток подкисляли 1 н. H_2SO_4 до pH 2.5 и снова встряхивали с тремя порциями серного эфира, извлекая таким образом кислые ауксины. Эфирные фракции упаривали при пониженном давлении на водяной бане при 40°, причем к эфирному экстракту, содержащему кислые ауксины, добавляли перед началом упаривания каплю 2 % раствора Na_2CO_3, чтобы тем самым предотвратить перекисление экстракта. Остаток с помощью этилового спирта переносили на хроматографическую бумагу. Использовали бумагу Б № 2 (быстрая) Ленинградской бумажной фабрики. Разгонку проводили при 20° на одномерных хроматограммах в растворителе: изопропиловый спирт—28%-й аммиак—вода (12 : 1 : 1) и на двухмерных в том же растворителе, но при соотношении компонентов (12 : 1 : 5), причем на двухмерных хроматограммах растворитель во втором направлении пропускали дважды. Во всех случаях растворитель по хроматограмме поднимался снизу вверх на высоту 20 см. Из двухмерных хроматограмм зоны для определения ауксинов вырезали по диагонали. Использованная методика давала возможность получать хроматограммы, почти свободные от мешающих полифенольных соединений. Ввиду того что содержание ауксинов в мезокотилях проростков невелико, мы не смогли идентифицировать их окрашиванием реактивами Сальковского или Эрлиха и использовали для этой цели биопробу с 5-миллиметровыми отрезками мезокотилей 3-дневных проростков кукурузы. Учитывая, что подобная биопроба чувствительна и к гиббереллину (Строганова и Полевой, 1965), присутствие гиббереллина проверяли по приросту отрезков первого листа 6—7-дневных проростков кукурузы (Бояркин и Дмитриева, 1959) на 1%-м растворе сахарозы, приготовленном на цитратно-фосфатном буфере с pH 5.3.

Результаты и обсуждение

ГК в концентрации 10 мг/л значительно увеличивала рост отрезков мезокотилей (табл. 1).

Изучению связи стимуляции роста отрезков ГК с содержанием ауксина в них предшествовало определение содержания ауксина в исходных отрезках, используемых для опыта. Было показано, что экстракты из

ТАБЛИЦА 1

Влияние ГК (10 мг/л) на сырой вес 30 отрезков мезокотилей 4-дневных проростков кукурузы (среднее из трех опытов)

Время инкубации	Варианты	Прирост к исходному весу в мг	Процент к контролю
6 часов	+ГК	152±9	138
	—ГК	110±8	100
24 часа	+ГК	269±12	193
	—ГК	139±10	100

исходных отрезков обладали ауксиноподобной активностью (табл. 2, см. также рисунок).

Максимум ауксиноподобной активности приходился на зоны хроматограмм, совпадающие по R_f с ИУК: для двухмерных хроматограмм — это зона VII (см. рисунок), для одномерных — зона с R_f 0.21—0.30.

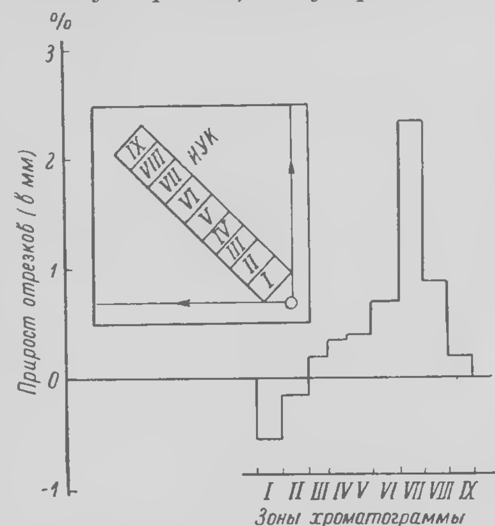
Сравнение данных, приведенных в табл. 2 и 3, показывает, что инкубация отрезков в течение 6 и 24 часов в дистиллированной воде привела к резкому снижению содержания ауксина в них. Присутствие ГК в среде сильно тормозило падение ауксиноподобной активности кислой фракции экстрактов из зоны, соответствующей ИУК. Небольшое падение наблю-

ТАБЛИЦА 2

Содержание ауксинов в кислой и нейтрально-щелочной фракциях экстрактов из исходных отрезков мезокотилей 4-дневных этиолированных проростков кукурузы (по данным о приросте отрезков мезокотилей 3-дневных проростков кукурузы)

Зона на хроматограмме	Серия опытов	Превышение прироста в опыте над приростом в контроле (в мм)[1]: кислая фракция		нейтрально-щелочная	
Зона VII (двухмерная хроматограмма).	I	2.35	2.06	1.53	1.36
	II	1.80		1.46	
	III	2.04		1.11	
R_f 0.21—0.30 (одномерная хроматограмма).	I	1.80	2.00	1.32	1.34
	II	2.20		1.50	
	III	2.00		1.21	

далось только за первые 6 часов инкубации. Через 24 часа оно оставалось таким же, как и через 6 часов. Содержание ауксинов нейтрально-щелочной группы падало по сравнению с исходным в одинаковой степени у отрезков, инкубированных с ГК и в дистиллированной воде.



Гистограмма кислой фракции экстрактов из исходных отрезков мезокотилей кукурузы. В качестве биопробы использовали отрезки мезокотилей 3-дневных этиолированных проростков кукурузы. Прирост дан за вычетом прироста контрольных отрезков, инкубированных в элюатах из кусочков чистой хроматографической бумаги.

Чтобы проверить, не вызван ли прирост используемых в качестве биопробы отрезков мезокотилей поглощенным гиббереллином, параллельно с ауксиноподобной активностью определялась и гиббереллиноподобная — по приросту отрезков основания первого листа 6—7-дневных проростков кукурузы на 1%-м растворе сахарозы в цитратно-фосфатном буфере (pH 5.3). Было показано, что исходные отрезки обладают определенной гиббереллиноподобной активностью. Активность экстрактов из отрезков, инкубированных с ГК, увеличивается и соответствует концентрации ГК примерно 1 мг/л (табл. 4).

Однако описанную выше ауксиноподобную активность нельзя отнести за счет поглощенного гиббереллина, так как ранее нами было показано (Строганова и Полевой, 1965), что гиббереллин в концентрации 1 мг/л вызывает прирост мезокотилей 3-дневных этиолированных проростков кукурузы не более чем на 20%, в то время как ИУК даже в концентрации 0.01 мг/л увеличивает рост отрезков на 130%. Исходя из того, что используемая нами биопроба имеет высокую чувствительность к ауксину и низкую к гиббереллину, мы имеем все основания приписать наблюдаемую высокую ауксиноподобную активность ауксину, а не поглощенному гиббереллину.

[1] Контроль (здесь и в следующих таблицах) — прирост отрезков мезокотилей в элюатах из кусочков чистой хроматографической бумаги.

ТАБЛИЦА 3

Влияние 6- и 24-часовой инкубации с ГК (10 мг/л) на содержание ауксинов в отрезках мезокотилей 4-дневных этиолированных проростков кукурузы (биопробы с элюатами из зоны VII двухмерной хроматограммы)

Время инкубации (в часах)	Вариант	Серия опытов	Кислая фракция: прирост в мм, превышающий прирост контроля		прирост в процентах в варианте с ГК[1]	Нейтрально-щелочная фракция: прирост в мм, превышающий прирост в контроле		прирост в процентах в варианте с ГК[1]
6	+ГК	I	1.43	1.51	283	0.76	0.66	103
		II	1.31			0.74		
		III	1.80			0.50		
	—ГК	I	0.49	0.53	100	0.78	0.64	100
		II	0.51			0.61		
		III	0.60			0.55		
24	+ГК	I	1.66	1.61	296	—	0.64	103
		II	1.59			0.69		
		III	1.60			0.60		
	—ГК	I	0.48	0.56	100	0.50	0.62	100
		II	0.68			0.66		
		III	0.52			0.70		

Таким образом, в наших опытах обнаружено резкое торможение падения содержания ауксина под влиянием гиббереллина. Ряд авторов, наблюдавших увеличение содержания ауксина под влиянием гиббереллина, объясняют это либо уменьшением активности системы, окисляющей ИУК (Pilet a. Collet, 1960; Watanabe a. Stutz, 1960), либо увеличением содержания ингибитора оксидазы ИУК (Galston a. Warburg, 1959; Бутенко и др., 1961). Для результатов, полученных нами, подобная интерпретация неприемлема, так как нами на том же объекте было показано, что гиббереллин вызывает увеличение активности пероксидазы и оксидазы ИУК и уменьшение содержания ингибитора оксидазы ИУК (неопубликованные данные). Однако и в данном случае очевидно ауксинсохраняющее действие гиббереллина.

ТАБЛИЦА 4

Гиббереллиноподобная активность в зоне VII двухкамерных хроматограмм кислой фракции экстрактов из исходных отрезков и отрезков, инкубированных 6 часов с ГК (10 мг/л)

Вариант		Серия опытов	Прирост в мм, превышающий прирост в контроле	
Исходные отрезки.		I	3.59	3.45
		II	3.90	
		III	2.85	
После 6-часовой инкубации с ГК.	+ГК	I	8.96	8.23
		II	7.72	
		III	8.02	
	—ГК	I	0.18	0.17
		II	0.10	
		III	0.25	

[1] За 100% принимается прирост в варианте без ГК.

Выводы

1. В течение 6- и 24-часовой инкубации отрезков мезокотилей 4-дневных этиолированных проростков кукурузы в дистиллированной воде происходит снижение содержания ауксина в отрезках по сравнению с исходным уровнем.

2. ГК (10 мг/л) активирует рост отрезков мезокотилей и резко тормозит падение содержания в них ауксинов.

ЛИТЕРАТУРА

Бояркин А. Н. и М. И. Дмитриева. (1959). Биологическая проба на гиббереллин. Физиолог. раст., 6. — Бутенко Р. Г., З. М. Яковлева, Н. Н. Дмитриева. (1961). Влияние гибберелловой кислоты на рост и ауксиновый обмен культуры изолированной ткани, выращенной на свете разного качества. ДАН СССР, 139, 5. — Гамбург К. З. (1964). Автореферат канд. диссерт. «Взаимосвязь действия гиббереллина с ауксином». М. — Родионова Н. А. и Л. В. Рункова. (1963). Действие гибберелловой кислоты на содержание естественных ауксинов и на некоторые физиологические процессы в растениях. В сб.: Гиббереллины и их действие на растения. — Строганова М. А. и В. В. Полевой. (1965). Влияние гибберелловой кислоты и метилового эфира ИУК на рост отрезков колеоптилей и мезокотилей проростков кукурузы разного возраста. Изв. Сибирск. отд. АН СССР, 3, 12.— Fang S. C., J. B. Bourke, V. Z. Stevens a. J. S. Butts. (1960). Influences of gibberellic acid on metabolism of indole acetic acid, acetate and glucose in roots of higher plants. Plant Physiol., 35, 2. — Galston A. W., H. Warburg. (1959). An analysis of auxin-gibberellin interaction in pea stem tissue. Plant Physiol., 34, 1. — Hajashi T., A. Murakami. (1958). The relationship between gibberellin and indole acetic acid. Proc. 1 Symposium on gibberellin Res. in Japan, Tokyo. — Kuraishi S., R. M. Muir. (1962). Increase in diffusible auxin after treatment with gibberellin. Science, 137, 3532. — Kuraishi S., R. M. Muir. (1963). Diffusible auxin increase in a rosette plant treated with gibberellin. Naturwissenschaft, 50, 8. — Nitsch J. P. (1957). Growth responses of woody plants to photoperiodic stimulis. Proc. Amer. Soc. Hort. Sci., 70. — Phillips I. D. J., A. J. Vlitos a. H. Cutler. (1959). The influence of gibberellic acid upon the endogenous growth substances of the Alaska pea. Contrib. Boyce Thompson Inst., 20. — Pilet P. E., G. Collet. (1960). Etude du manisme. I. Action de l'acide gibberellique sur la croissance et la destruction in vitro des auxines. Ber. Schweiz. Bot. Ges., 70. — Sastry K. K. S., R. M. Muir. (1963). Gibberellin: effect on diffusible auxin in fruit development. Science, 140, 3566. — Sirois J. C., E. V. Parups. (1965). Studies on the effects of gibberellic acid on some endogenous growth regulators of tobacco. Physiol. Plantarum. 18, 1. — Varga M., I. Bálint. (1966). The effect of gibberellin on the growth, indole acetic acid content and on the activity of indole acetic acid oxidase in rice seedlings. Acta Biologica Hung., 16, 3. — Watanabe R., R. E. Stutz. (1960). Effect of gibberellic acid and photoperiod on indole acetic acid oxidase in *Lupinus albus* L. Plant Physiol., 35, 3.

Ленинградский государственный университет
и
Восточно-Сибирский биологический институт
Сибирского отделения АН СССР,
Иркутск.

(Получено 16 IX 1966).

SUMMARY

The effect of gibberellin (gibberellic acid), at a concentration of 10 mg/l, on the growth of the mesocotyle cuttings of the 4-days-old etiolated maize seedlings and on the content of auxins in these cuttings was studied. Auxins were extracted with methanol and separated by means of two-dimensional paper chromatography in the system: isopropyl alcohol,— 28%-ammonia—water (in the ratio 12 : 1 : 5). For the determination of the content of auxins in the eluates from the zones of chromatographs, 5-mm mesocotyle cuttings of 3-days-old etiolated maize seedlings were used for biological tests. It is shown that the incubation of the cuttings in distilled water during 6 and 24 hours results in a significant decrease in the content of auxins therein. GA was observed to activate the growth of the cuttings and to inhibit the decrease of the content of acid auxins corresponding to the zone of the synthetic IAA on the chromatograph. A conclusion is drawn that the effect of GA is favourable for the retention of auxins in the maize mesocotyle cuttings.

СООБЩЕНИЯ

УДК 581.893 : 581.9(47)

В. И. Чопик

О ПРОИЗРАСТАНИИ НА ТЕРРИТОРИИ СССР *BUPLEURUM LONGIFOLIUM* L.

С 4 рисунками

V. I. CZOPIK. ON THE OCCURRENCE OF *BUPLEURUM LONGIFOLIUM* L. (*UMBELLIFERAE*) IN THE U.S.S.R.

В отечественных флористических сводках, в частности во «Флоре СССР», «Флоре УССР», «Определителе растений Украины» (первом и втором издании) и некоторых других работах володушка длиннолистная *Bupleurum longifolium* L. для флоры СССР и, в частности для Украины, не приводится. Для всей территории СССР указывается близкий к *B. longifolium* вид — *B. aureum* Fisch. В примечании к последнему автор обработки рода *Bupleurum* L. во «Флоре СССР» (1950 : 297) И. А. Линчевский за приводимыми М. Г. Поповым (1949) для Закарпатья растениями под названием *B. longifolium* L. оставляет название *B. aureum* Fisch. И это вполне естественно, поскольку, как отмечает автор, образцов оттуда он не видел.

Между тем имеющийся в настоящее время фактический материал по володушке дает возможность более критически подойти к выяснению систематической принадлежности произрастающих в районе Карпат представителей рода *Bupleurum*. Но и в настоящее время еще не выяснено, к какому из двух видов — к *B. aureum* или к *B. longifolium* — следует отнести карпатские формы. Во всех упомянутых сводках для советской части Карпат — Украинских Карпат, приводится только *B. aureum*. Это, видимо, объясняется тем, что из-за отсутствия гербарного материала авторам обработок зачастую приходилось пользоваться только старыми литературными источниками по флоре Карпат.

Однако в некоторых работах, как например в определителях растений Польши (Szafer и др., 1924), Чехословакии (Polivka и др., 1928), а также в очерке М. Г. Попова (1949) по Карпатам (в том числе теперешним Украинским), приводится *B. longifolium*. Но в первой из них указан, кроме того, и *B. aureum* для Покутских Карпат, находящихся на границе с Румынией. Отсюда, по всей вероятности, этот вид и попал в наши «флоры» и определители. Кстати, во всех современных флористических сводках, касающихся сопредельных с Украинскими Карпатами территорий, — во «Флорах» Румынии, Чехословакии и Польши — также приводится *B. longifolium*.

Сравнение гербарных образцов карпатских растений с образцами *B. aureum*, собранными в Башкирии и хранящимися в гербарии Института ботаники АН УССР, показывает четкие отличия этих двух видов.

Для выяснения систематического положения значительный интерес представляет их ареал.

B. aureum имеет свой четко выраженный ареал, который по «Флоре СССР» охватывает территорию, начиная от Волжско-Уральского района на восток до Забайкалья, Тянь-Шаня и сев.-зап. части Монголии. На этой территории он представлен не сплошным ареалом, а ареалом с дизъюнкциями (рис. 1).

Здесь он встречается, как правило, в лесах (хвойных, лиственных и смешанных), в кустарниковых зарослях, на лугах, опушках, по оврагам и берегам речек, в горах до субальпийских лугов.

Ареал *B. longifolium* L. охватывает Среднюю Европу от Французских Альп на западе, северную часть Балканского полуострова на юге, нижнее течение Вислы на севере и Карпаты на востоке.

Растет преимущественно в светлых лесах, на опушках, полянах, на лугах субальпийского пояса.

Таким образом, расстояние между сплошными линиями ареалов этих видов — восточной границей *B. longifolium* и западной границей *B. aureum* — около 2.5 тыс. км.

В прошлом эти виды, по-видимому, имели общий ареал от Забайкалья до Средней Европы, но позднее этот сплошной ареал был разорван. По всей вероятности, это могло произойти в межледниковый период, и в силу изменения условий существования на разорванных участках ареала они обособились в отдельные виды с целым комплексом отличительных морфологических признаков. *B. aureum* отличается от *B. longifolium*

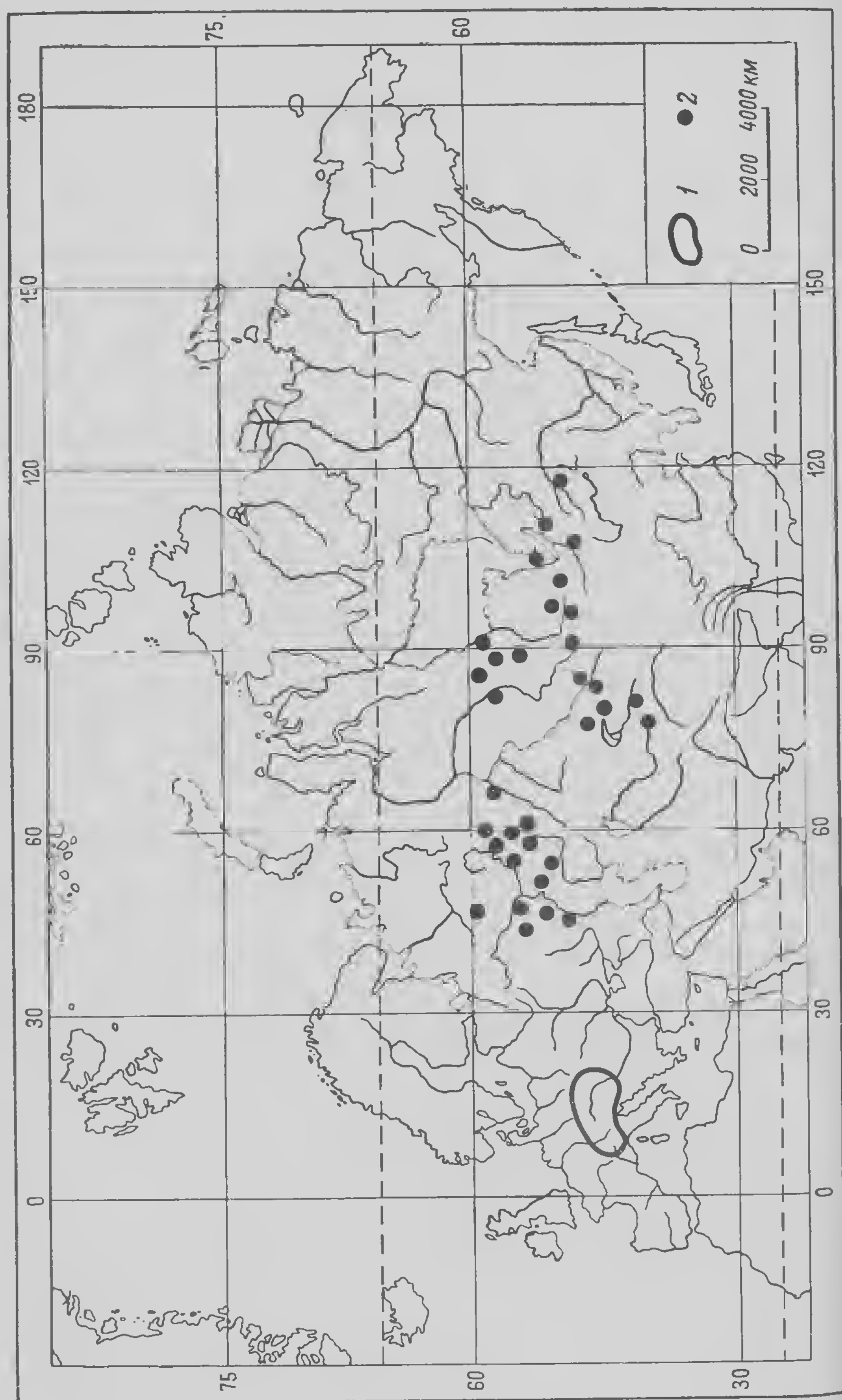


Рис. 1. Ареал *Bupleurum longifolium* L. (1) и *B. aureum* Fisch. (2).

прежде всего габитусом, формой и положением листьев, формой и цветом листочков обверток и обверточек, длиной и количеством лучей зонтика и т. д. (рис. 2 и 3). Это, по сути, викарные виды, каждый со своим ареалом, экологией и фитоценотическими особенностями.

На основании морфолого-географического метода исследования мы приходим к выводу, что все карпатские расы, приводимые под названием *B. aureum* Fisch., *B. gaudini* Woł. и другие, относятся к одному виду — *B. longifolium* L.

Принимая во внимание, что в наших сводках этот вид не приводится и является, в сущности, новым для флоры СССР, мы даем его детальное описание по литературным источникам и гербарным образцам, собранным в Украинских Карпатах.

Многолетник, но иногда после одного цветения и плодоношения отмирает. Корень сравнительно тонкий, стебель при основании часто с неплодоносящими побегами. Стебель прямой или восходящий, 30—100 см выс., цилиндрический, при основании толщ. до 7 мм, полый, беловато-зеленый или бело-пурпурного цвета, равномерно облиственный, ко времени цветения часто без прикорневых листьев, в верхней части разветвленный.

Листья тонкие, более или менее пергаментные, зеленоватые или зеленовато-желтые; нижние и прикорневые при основании постепенно суженные и переходящие в крылатый черешок, иногда почти сидячие, овально-удлиненные, ланцетные или продолговато-обратнояйцевидные; средние и верхние удлиненно-яйцевидные, овально-ланцетные до округлых, с глубокосердцевидным, стеблеобъемлющим основанием, коротко заостренные или тупые, пластинка до 12 см дл. и 4—5 см шир. с 7—11 жилками. Зонтики сравнительно большие, лучей 5—8 (10), тонкие, до 7 см дл., внутренние лучи короткие и прямые, наружные длиннее, на верхушке изогнутые.

Обертки и оберточки тонкие, зеленые, зеленовато-желтые непрозрачные или зеленовато-пурпурные (почти фиолетовые) полупрозрачные. Листочки оберток в числе 3—4 (6), неодинаковые, яйцевидные или широко яйцевидно-ланцетные, тупые или коротко заостренные, с 5—11 вееровидными жилками и ясно выраженными анастомозами. Листочки обверточек в количестве 5—8, от почти округлых до удлиненно-яйцевидных, более или менее заостренные, реже тупые, при основании (иногда до середины) сросшиеся между собой, с 3—7 жилками с четко выраженными анастомозами; ко времени цветения, как правило, обверточки становятся равными зонтичкам или длиннее их, особенно на боковых зонтиках. Цветоножки нитевидные,



Рис. 2. *Bupleurum aureum* Fisch.

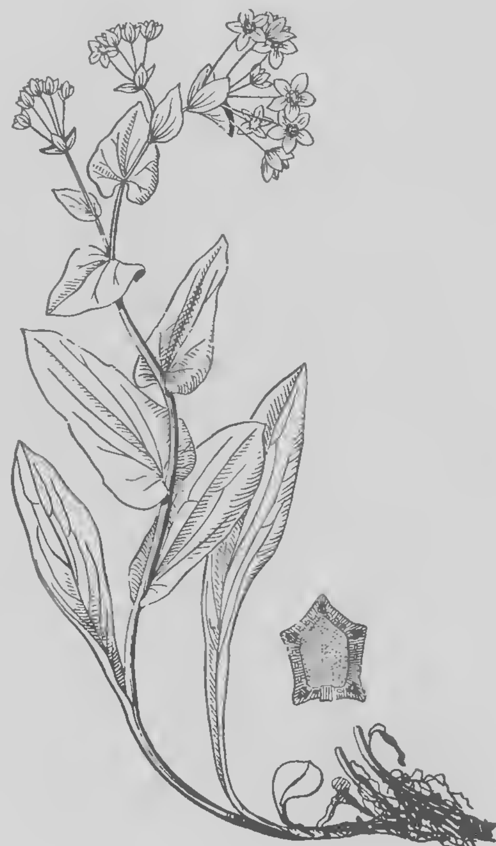


Рис. 3. *Bupleurum longifolium* L.

в 2—3 раза длиннее цветка и одинаковой длины или немного короче плодов. Лепестки 0.7—0.8 мм дл. и 1—1.3 мм шир., почти округлые или широкотреугольные со скрученными внутрь дольками. Плоды удлиненные, эллиптически-линейные, коричневые или черноватые, блестящие, на слегка крылатых ребрах светло-коричневые до 4—5.5 мм дл. и 2—3 мм в поперечнике. Спелые полуплодики немного изогнутые в поперечном разрезе на спинке округлые, иногда слегка сплюснутые с боков, пятиугольные, с хорошо выраженными проводящими пучками; масляные канальцы по 2—3 в ложбинках с брюшной стороны и по 2—4 на спайке; столбики пестиков на широких стилоподиях. Карпофор расчлененный до основания. VI—VIII — цветение.

В Украинских Карпатах встречается редко выше верхней границы леса в субальпийском поясе, от 1300 м над ур. м. на горе Пикуй до 1850 м над ур. м. на горе Близница; как правило, на известняковых скалах, каменистых осыпях, по растет и на песчаниках, сланцах. Здесь он входит в состав растительных сообществ верхней границы леса и субальпийского пояса. Обычным является произрастание его в сообществе таких видов, как *Aconitum hosteanum* Schur, *A. firmum* Reichb., *Adenostyles alliariae* (Gouan) Kern., *Campanula kladniana* (Schur) Witasek, *Centaurea mollis* W. K. *Laserpitium alpinum* W. K., *Doronicum carpaticum* (Griseb. et Schenk) Nym., *Saxifrag androsacea* L. и др.



Рис. 4. Местонахождения *Bupleurum longifolium* L. в Украинских Карпатах.

Местопроизрастания в Украинских Карпатах (рис. 4). Бескиды и низкие полонины: Пикуй (Хржановский, 1946 г., Чопик, 1956 г.); Свидовец: Апшинец (Вильчинский, 1946 г.); Герешаска (Малиновский, 1948 г.); Близница (Малиновский, 1948 г. Чопик, 1961 г.); Черногора: Туркул (Козий, 1933 г.); Несамовитое (Чопик, 1963 г. Чивчинские горы: Чивчин (Чопик, 1963 г., 1966 г.). В гербарии Львовского му имеются также сборы И. Мондальского и Круля с указанием «Карпаты».

B. longifolium — изменчивый вид, что послужило поводом для описания нескол ких форм, разновидностей, а иногда и видов (*B. vapincense* Vill., *B. gaudini* Woł. и др Действительно, карпатские расы несколько отличаются от типичного вида. Что ка касается высокогорных форм, то здесь отличие более значительное, и не случайно Яворка (Jávorka, 1925) выделяет их в подвид ssp. *vapincense* (Vill.) Jav. — растения более низкие, до 30 см выс., листья более узкие, почти ланцетные, обертки и обе точки более или менее фиолетовые или пурпурные. Эта высокогорная раса, видим эндем Карпат. У нас в Карпатах встречается на известняковых склонах горы Чивчин на выс. 1620 м над ур. м., на горном массиве Свидовец — вершины Герешаска и Близница и некоторые другие.

Выяснение внутривидовых категорий *B. longifolium* L. требует углубленно экспериментального изучения. С этой целью живые растения его перенесены из Украинских Карпат в новые условия обитания — в Ботанический сад Академии на УССР в Киеве, где над ними проводится систематическое наблюдение.

ЛИТЕРАТУРА

Визначник рослин України. (1965). Изд. 2-е. — Михайловская В. Л. (1953). Флора Полесской низменности. — Попов М. Г. (1949). Оче растительности и флоры Карпат. — Станков С. С. и В. И. Талиев. (19 Определитель высших растений европейской части СССР (под ред. В. Г. Хржан ского). — Флора СССР. (1950). XVI, род *Bupleurum*. — Флора УССР (1955). VII. — Чопик В. І. (1960). Флористичні особливості західної частин Українських Карпат. Укр. бот. журн., XVII, 1. — Flora Europaea. (19 VI. III. — Flora Republicii Populare România. (1958).

Hegi G. (1926). Illustrierte Flora von Mittel-Europa, V, t. II : 1108. — Jávorka S. (1925). Magyar Flóra : 771. — Polivká F., K. Domin, J. Podpěra. (1928). Klič k úplne květeně Č. S. R. Olomouc. — Szafer W., S. Kulczynski, B. Pawłowski. (1924). Rośliny Polskie : 441. — Szafer W., S. Kulczynski, B. Pawłowski. (1953). Rośliny Polskie.

Институт ботаники
Академии наук УССР,
г. Киев.

(Получено 14 IV 1967).

УДК 581.9 (471.42)

А. Д. Михеев

ДОПОЛНЕНИЕ К ФЛОРЕ УЛЬЯНОВСКОЙ ОБЛАСТИ

A. D. MIKHEYEV. A SUPPLEMENT TO THE FLORA OF THE ULIANOVSK REGION

Известно, что в пределах Русской равнины оригинальностью и реликтовым характером отличается флора Приволжской возвышенности. Вместе с тем она отличается и своей плохой изученностью.

Начиная с 1960 г. мы посещали Ульяновскую, Куйбышевскую и Саратовскую области (в пределах правобережья Волги). В данном сообщении приводятся виды, обнаруженные нами в 1961—1962 гг. на территории Новоспасского и Радищевского районов Ульяновской области и для последней ранее неизвестные.

1. *Pulsatilla pratensis* (L.) Mill. Встречен только однажды в остепненном сосняке на песчаной почве в 5 км к северо-востоку от с. Новоспасского.

2. *Ribes pubescens* Hedl. Изредка в пойменных ольшаниках по р. Сызрани в Новоспасском районе.

3. *Rubus nessensis* W. Hall. Редко. Найден пока только в двух местах: в Радищевском районе близ дер. Софьино в орляковом сосняке и в Новоспасском районе близ с. Старое Томышево в пойменном ольшанике по р. Томышевке.

4. *Potentilla longipes* Ledeb. Встречен только однажды в нагорном бересклетовом дубняке на намеловой супеси в 3 км к югу от дер. Зыково (Радищевский район).

5. *P. glaucescens* Willd. ex Schlecht. Весьма обычен на грубоскелетных почвах песчано-каменистых и меловых бугров в Новоспасском и Радищевском районах. Наиболее характерны экземпляры с мелов, они бесстебельны и имеют почти исключительно тройчатые листья.

6. *Ononis intermedia* C. A. Mey. ex A. Beck. Редко. В балках на глинистых солончаковых иллистых почвах. Наиболее типичная популяция обнаружена близ дер. Маловки у солоноватого ключа и в 500 м к югу (Новоспасский район).

7. *Astragalus pseudotataricus* Boriss. Нередко на солонцеватых глинистых денудированных почвах склонов балок и по обрывам оврагов в южной части Новоспасского района.

8. *Oxytropis spicata* (Pall.) O. et B. Fedtsch. Найден только в одном месте, но в значительном обилии — в 1.5 км к северу от пос. Гремячего на глинистой смытой почве северо-западного склона балки, среди типчака, тырсы, костров, спиреи и др.

9. *Vicia picta* Fisch. et Mey. В поймах рек Сызрани и Томышевки по ивнякам. Изредка.

10. *Minuartia setacea* (Thuill.) Hayek. На полузадернованных разбитых песках и песчано-каменистых почвах склонов бугров. Только в юго-западном углу Новоспасского района, где встречается местами, но обильно.

11. *Dianthus rigidus* M. B. Нередко по меловым буграм близ деревень Александровки и Суруловки на маломощных перегнойно-карбонатных почвах в калькофитно-тырсовых сообществах.

12. *Atriplex oblongifolia* Waldst. et Kit. Встречен только однажды в балке «Волчьей» близ хутора Липового на солончаковой почве у воды.

13. *Suaeda prostrata* Pall. У дер. Новое Томышево в Новоспасском районе в устье балки «Адоевской» на солончаке. Местами обильно.

14. *Mollugo cerviana* (L.) Ser. Изредка в песчаной степи севернее р. Сызрани. Местами обильно, например, близ дер. Свирино.

15. *Geranium collinum* Steph. На карбонатных черноземах и солонцеватых глинистых почвах в балках. Изредка, рассеянно в южной части Новоспасского района.

16. *G. bohemicum* L. Найден только близ с. Троицкого Сунгура: в 4 км на юго-запад-запад в сосново-широколиственном лесу на вырубке у кострищ. Обильно.

17. *Linum ucranicum* Czern. Встречается кое-где на обнажениях мела, на меловом рухляке в сообществах каменистой степи близ дер. Александровки (Новоспасский район) и близ дер. Софьино (Радищевский район). Местами обилен.

18. *Euphorbia subtilis* Prokh. Изредка у сосен на супесчаной почве в светлых сосново-дубовых лесах в обоих районах.

19. *E. pseudagraria* P. Smirn. В тырсовой карбонатной степи и в «тимьянниках» на меловом рухляке южнее р. Сызрани. Нередко.

20. *Helianthemum grandiflorum* (Scop.) Lam. et. DC. Этот вид солнцецвета, произрастающий в Средиземноморской области и в Средней Европе, в СССР известен был до сих пор только для Крыма и Кавказа («Флора СССР», 1949). Нами найден в Радищевском районе близ дер. Соловчихи в горном сосняке на перегнойно-карбонатной почве со щебнем мела. Собранные нами экземпляры характеризуются почти совершенно голой верхней стороной листа, редкие двух-, трех-, четырехлучевые волоски имеются лишь по его вниз завороченному краю. Нижняя сторона листа несет волоски только на главной жилке. Этим особи обнаруженной нами реликтовой популяции сближаются с *H. nitidum* Cl. (кстати, А. А. Гроссгейм считал, что он свойствен Кавказу).

21. *Viola epipsila* Ledeb. В поймах на илистых, заболоченных местах, по плакорным мочажинам. Собран близ с. Самайкино в притеррасном болоте по р. Томышевке.

22. *Diplotaxis muralis* (L.) DC. Встречается в тырсовой степи на каменистых и щебневатых перегнойно-карбонатных почвах по склону мелового бугра близ дер. Зыково и дер. Суруловки. Очень редко.

23. *Crambe tatarica* Sebeòk. Найден только в одном месте — близ дер. Александровки в двух километрах на юго-юго-запад в тырсовой степи на перегнойно-карбонатной щебневатой почве.

24. *Syrenia sessiliflora* Ledeb. В песчаной змеевковой степи, а также на террасвых и склоновых песках и песчано-каменистых обнажениях среди других псаммофитов. Рассеянно, всюду.

25. *Alyssum diversicaule* P. Smirn. На грубоскелетных и щебневатых почвах склонов меловых бугров в тырсово-«тимьянниковых» сообществах и в «тимьянниках» близ дер. Александровки. Нередко обилен.

26. *A montanum* L.[1] Встречены две достаточно плотные популяции в остепненном песчаном бору в 5 км на северо-восток от с. Новоспасского.

Этот вид, по словам П. А. Смирнова (устное сообщение), не был ранее достоверно известен восточнее Борисоглебска. Наша находка, таким образом, позволяет с меньшим недоверием относиться к сведениям Литвинова, Талиева, Шмальгаузена, Келлера и С. Петрова о произрастании бурачка горного в Саратовской области («Флора Юго-Востока», 1931; Шмальгаузен, 1895; Талиев, 1896). В прошлом году о нахождении этого вида в Кировской области сообщил Ф. А. Александров (1966).

27. *A. lenense* Adams. По меловым буграм на щебневатой почве в «тимьянниках» близ дер. Александровки и в песчаных борах севернее с. Новоспасского. Редко, местами обильно.

28. *Thymelaea passerina* (L.) Coss. et Germ. По склонам меловых бугров близ дер. Юрьевки на щебневатых почвах, также в посевах. Редко.

29. *Thelycrania alba* (L.) Pojark. В пойме р. Томышевки по ивнякам близ с. Старого Томышева. Редко.

30. *Centaurium pulchellum* (Swartz) Druce. В пойме р. Томышевки на лугах среднего уровня. Местами очень обилен, например близ с. Старого Томышева.

31. *Orthantha lutea* (L.) Kern. ex Wettst. На песчано-каменистых почвах среди остепненного березового мелколесья. Иногда обильно.

32. *Orobanche uralensis* G. Beck. В глинистой мелкодерновинозлаковой степи на полыни австрийской. Изредка, например, близ с. Радищева, близ дер. Юрьевки.

33. *O. korshinskyi* Novopokr. Встречен лишь однажды на полыни равнинной вместе с *O. coerulescens* Steph. на песках террасы р. Сызрани близ пос. Коптевки.

34. *Lamium paczoskianum* Vorosch. Обнаружен только в одном месте в блюдцеобразном понижении на солончаке в зарослях *Artemisia procera* Willd. в балке «Адоевской» близ хутора Липового.

35. *Thymus stepposus* Klok. et Shost. На песчано-каменистых почвах склонов бугров и балок севернее р. Сызрани в Новоспасском районе. Изредка. Западнее р. Волги этот вид ранее не был известен.

36. *Asperula petraea* V. Krecz. Найдены только два экземпляра этого вида в 1 км на юго-запад от дер. Зыково на щебневатой перегнойно-карбонатной почве по склону мелового бугра в тырсовнике.

37. *A. galioides* M. B. Встречен только по склону балки «Соловьевой» на песчано-каменистой почве в остепненном дубово-березовом криволесье в 3 км на северо-северо-восток от с. Новоспасского. Рассеянно.

38. *Galium volgense* Pobed. Встречается редко, но очень плотными куртинами на мусорных захламленных местах, в поймах рек, по лесам в северной части Новоспасского района.

39. *Galatella ledebouriana* Novopokr. Исключительно на осолоделых и солонцеватых почвах, солонцах вместе с морковником, где нередко обилен. Западносибирский степной вид (Новопокровский, 1949).

40. *Artemisia monogyna* Waldst. et Kit. По склонам балок «Адоевской», «Березовой» и других в южной части Новоспасского района на глинистых денудированных солонцеватых, солончаковатых почвах и солонцах. Местами обильно.

41. *A. nitrosa* Web. ex Stechm. Там же, что и предыдущий вид. Нередко очень обильно. Азиатское растение. Вместе с *A. monogyna* и другими ксерофитами создает сообщество пустынного облика и фрагменты опустыненной степи.

---

[1] Согласно исследованию П. А. Смирнова (Московский университет), к мнению которого мы присоединяемся, отличать *A. gmelinii* как особый вид нет оснований.

42. *Senecio grandidentatus* Lebed. В зарослях ивняка в пойме р. Томышевки близ с. Старого Томышева. Редко.

43. *Chondrilla graminea* M. B. На песчаных почвах в степях, сосняках, на песчано-каменистых обнажениях. Рассеянно, но всюду.

44. *Crepis pannonica* (Jacq.) Koch. В горных сосняках близ дер. Соловчихи. Редко.

45. *Hieracium arvorum* N. P. По закустаренным остепненным густотравным склонам балок на супесчаной почве. Изредка в Новоспасском районе.

46. *H. hispidissimum* Rehm. На денудированных глинистых, нередко солонцеватых почвах склонов балок, на щебневатых и каменистых почвах меловых бугров. Нередко.

47. *H. heothinum* N. P. В песчаных сосняках. Изредка в Новоспасском районе.

48. *H. zizianum* Tausch s. str. На полянах в дубняках и на вырубках. Изредка.

49. *H. detonsum* Norrl. В лугово-степных ценозах на супесчаной почве. Изредка.

50. *H. acrocomum* N. P. В осветленных дубняках на супесчаной почве. Изредка.

51. *H. floribundum* N. P. s. str. На вырубках и полянах в сосняках на супесчаной почве. Редко.

52. *H. onegense* Norrl. На сырых лугах в поймах рек Сызрани и Томышевки, по сыроватым открытым лощинам в лесах. Спорадически, рассеянно.

53. *H. cymigerum* Reichb. s. str. На полянах в сухих дубняках, в кустарниках на карбонатных и оподзоленных лесостепных почвах. Изредка.

54. *Zannichellia palustris* L. Встречен в заводях р. Сызрани близ дер. Свирино в Новоспасском районе.

55. *Lilium martagon* L. В широколиственных лесах, рассеянно. Все встреченные на территории обоих районов экземпляры лилии относятся к этому виду.

56. *Juncus ambiguus* Guss. На холодных илистых солончаковых почвах у ключей близ центральной усадьбы совхоза «Сызранского». Обильно.

57. *Poa remota* Forsel. В пойменных заболоченных ольшаниках встречается рассеянно, но довольно постоянно.

58. *Elytrigia trichophora* (Link) Nevski. Найдена только одна типично выраженная популяция этого вида по закустаренному склону балки на супесчаном черноземе в 4 км на северо-северо-запад от с. Новоспасского. Формы, переходные к *E. intermedia* (Host) Nevski, встречаются нередко и вместе с ним в разнообразных экологических условиях.

59. *Koeleria sclerophylla* P. Smirn. По обнажениям мела, на меловом рухляке в обоих районах. Часто.

60. *Stipa borysthenica* Klok. В печаной степи, на песчано-каменистых обнажениях в Новоспасском районе. Обычно.

61. *S. zalesskii* Wilensky. Изредка в песчаной степи, чаще на грубоскелетных почвах меловых бугров и их песчано-каменистых «шапок».

62. *S. glabrata* P. Smirn. Найден только в одном месте в горном сосняке на почве, сформированной на намеловом песке в 3 км южнее дер. Зыково (Радищевский район).

63. *S. sareptana* Beck. Встречена единственная популяция этого вида в истоках балки «Зыков ключ» на карбонатном черноземе, где является содоминантом *S. pennata* L.

Кроме этих аборигенных видов, обнаружены впервые в области следующие сегетальные и рудеральные растения.

1. *Adonis aestivalis* L. Встречен в посевах люцерны и пшеницы на суглинистых обыкновенных и солонцеватых черноземах в южной части Новоспасского района. Изредка.

2. *Cannabis ruderalis* Janisch. Спорадически повсеместно в обоих районах, растет по мусорным местам плотными зарослями.

3. *Spergula sativa* Boenn. Засоряет посевы зерновых, иногда встречается на бросовых землях.

4. *Fumaria schleicheri* Soy.-Will. Нередко как сорное в посевах различных культур на перегнойно-карбонатных и черноземных суглинистых почвах.

5. *Conringia orientalis* (L.) Andrz. В посевах и на мусорных местах. Редко.

6. *Turgenia latifolia* (L.) Hoffm. Встречен несколько раз в посевах пшеницы на суглинистых, солонцеватых и обыкновенных черноземах.

7. *Lycium barbarum* L. В пойме р. Томышевки по изгородям. Новоспасский район.

8. *Lycopsis orientalis* L. Встречен лишь однажды в посеве пшеницы близ. с. Юрьевки на солонцеватом черноземе. Новоспасский район.

9. *Xanthium riparium* Itz. et Hertsch. По песчаным наносам рек Сызрани и Томышевки, как мусорное растение — у дорог и в селениях. В с. Новоспасском и поблизости передки обширные сплошные заросли, по мере удаления от села встречается реже, но везде на территории обоих районов. Распространяется, очевидно, от элеватора ж.-д. ст. Новоспасское.

10. *Leymus angustus* (Trin.) Pilger. Найдена небольшая куртина по насыпи железной дороги близ пос. Коптевка.

Собранные образцы перечисленных видов растений хранятся в гербарии Тимирязевской Сельскохозяйственной академии в Москве, а дублеты многих из них — в гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (БИН) в Ленинграде.

В определении трудных видов нам оказали помощь сотрудники БИНа А. И. Пояркова (свидина, смородина), А. Г. Борисова (стальник, астрагал), Е. Г. Победимова (ясменник подмаренниковый), Н. Н. Цвелев (заразихи), Л. А. Смольянинова (дурниш-

ник), Т. Г. Леонова (хондрилла), сотрудники Ботанического института АН Казахской ССР П. П. Поляков и Н. С. Филатова (полыни), Московского университета — П. А. Смирнов (бурачки); ястребинки определил А. Я. Юксип (Таллин). Всем им автор выражает искреннюю благодарность.

ЛИТЕРАТУРА

Александров Ф. А. (1966). Три новых вида растений для Кировской области. Бот. журн.. 4. — Новопокровский И. В. (1949). Критический пересмотр видов рода *Galatella* Gass., произрастающих в Сибири и смежной части Казахстана. Бот. матер. Гербария БИН АН СССР, 11. — Талиев В. И. (1896). Меловые боры Донецкого и Волжского бассейнов. Тр. Общ. испытат. природы при Харьковск. унив., 29. — Флора СССР. (1949). XV. Род *Helianthemum* Mill. — Флора Юго-Востока европейской части СССР. (1931), 5. Род *Alyssum* L. — Шмальгаузен И. Ф. (1895). Флора Средней и Южной России, Крыма и Северного Кавказа, I. Род *Alyssum* L.

Великолукский сельскохозяйственный институт. (Получено 23 V 1967).

УДК 632.51 : 581.14 : 551.45 (47...

А. В. Фисюнов

РАЗВИТИЕ НЕОТЕНИЧЕСКИХ ФОРМ СОРНЫХ РАСТЕНИЙ В СТЕПИ УКРАИНЫ

С 4 рисунками

A. V. FISIUNOV. THE DEVELOPMENT OF NEOTENIC FORMS OF WEED PLANTS IN THE UKRAINIAN STEPPES

Появление неотенических особей у травянистых растений было отмечено многими исследователями (Kerner, 1887; Хитрово, 1907; Пачоский. 1921; Коровин. 1934; Васильченко, 1936, 1947, 1948, и др.).

Образование неотенических форм у растений И. К. Пачоский (1921) объясняет способностью организма подчиняться внутренним требованиям его — половому воспроизведению независимо от условий внешней среды. Процесс формирования карликовых, преждевременно зацветающих, но гармонически развитых растений Пачоский назвал нанизмом. Ничтожный рост и слабое развитие вегетативных органов характерны для монокарпиков. Однако Люпке (цит. по: Пачоский, 1921) приводит пример нанизма у многолетней розы, выросшей без калия. Растение зацвело уже в первый год жизни, несмотря на наличие лишь нескольких листьев при высоте не более 5 см. На способность поликарпических растений, размножающихся семенами или вегетативно, давать инфантильные, быстро зацветающие особи, указывает также И. Т. Васильченко (1965), ссылаясь, в частности, на наблюдения многих отечественных (Мичурин, Федченко. Верин, Гурский и др.) и зарубежных (Гебель, Дильс, Каттин, Каррьер) исследователей. Васильченко (1947, 1948, 1965) указывает, что для неотенических форм растений характерны выпадение из онтогенеза позднейших (конечных) фаз развития и переход к цветению в недоразвитом состоянии. При неблагоприятных условиях зацветание неотенических особей возможно в фазе одного-двух настоящих листочков с сохранением семядолей при высоте 1—2 см. Многообразные проявления неотении А. А. Шахов (1950) объясняет различными нарушениями онтогенеза под влиянием факторов внешней среды.

И. Д. Колев (1960) пишет, что неотенические формы сорных растений уже через 10—15 дней после появления всходов начинают цвести, достигнув 0.5—2.5 см высоты, развив 1—3 листа и сохранив семядоли.

Общеизвестно, что первые листья растений чаще всего бывают более сложными, чем семядоли, но, как правило, проще устроены (слабая расчлененность последующих листьев листовой пластинки). Гетерофиллия проявляется и у растений с явными признаками неотении.

Изучая динамику растительности в Кара-Кумах, Н. Т. Нечаева (1950) обнаружила, что при неблагоприятных условиях неотения проявляется в развитии упрощенных листьев нижних формаций.

Нам представляется, что развитие редуцированных листьев, соцветий, цветков и даже плодов у сорняков-неотеников под влиянием определенных условий является закономерным явлением, определяющим соразмерность различных органов. Появление карликовых форм растений связано с уменьшением и упрощением строения как вегетативных, так и генеративных органов.

Рассматривая влияние неблагоприятных условий на развитие неотенических форм, Колев (1960) указывает на некоторые отклонения от нормы в их строении.

Так, неотенические формы сорных растений имеют ясно выраженный ксероморфный габитус, в частности у них гуще волоски на листьях и стеблях по сравнению с нормальными растениями. У таких особей отсутствует сердцевина, меньше число проводящих пучков, ускорено образование тканей и т. д.

Переход растений к цветению, а иногда и к плодоношению в ранневозрастном состоянии обусловлен прежде всего неблагоприятными климатическими и почвенными, а также агротехническими и фитоценотическими условиями, хотя отмечены и другие случаи неотении (см. Васильченко, 1936, 1947, 1948).

Неотения, очень часто наблюдаемая у сорных растений, является способом приспособления к неблагоприятным условиям жизни, благоприятствующим сохранению вида в ценозе; она вызывается резкими переменами условий среды в ранневозрастном состоянии. Неотения особенно часто наблюдается на бедных и сухих почвах, при излишнем затенении и заглушении растениями других видов (Васильченко, 1948; Колев, 1960), при внезапном понижении температуры воздуха и почвы (Колев, 1960), в условиях высокой температуры и пониженной влажности почвы и воздуха (Поленов, 1960), а также при агротехнике, создающей благоприятные условия для появления неотенических форм сорных растений (ранняя вспашка зяби, отсутствие осенней поверхностной обработки почвы и пр.).

Исследования Л. В. Поленова (1960) и наши наблюдения показали, что в сухие годы в степи Украины проявления неотении у сорных растений заметно усиливаются. Тенденция к образованию форм с инфантильной структурой у сорных растений особенно часто наблюдается в теплый летне-осенний период, когда создаются благоприятные условия для осенней вегетации всходов, появившихся после выпадения достаточного для прорастания семян количества осадков. В степных районах Украины наиболее благоприятными для появления неотенических форм сорных растений были 1958. 1960, 1963, 1964, 1965 и 1966 гг.

Познание сезонности развития неотенических форм сорных растений в той или иной зоне нашей страны, изучение их онтогенеза является одной из важнейших предпосылок для организации своевременной борьбы с сорняками-неотениками.

Известно, что цветение этих растений в осенний период еще не определяет возможности образования у неотенических особей зрелых плодов, а тем более осыпания их на почву. Если у нормально развивающихся растений после прохождения фазы цветения, как правило, наступает созревание плодов, так как для этого почти всегда есть условия, то для неотенических особей в этом отношении не всегда создаются благоприятные условия. В связи с этим очень важно знать цикл развития наиболее распространенных и злостных видов сорных растений в состоянии неотении.

В специальной литературе, посвященной сорнякам (Попов, 1920; Корсмо, 1933; Келлер и др., 1934—1935; Świetchowski, Tolpa, 1950; Muenscher, 1955; Котт, 1961; Мальцев, 1962; Ларіонов и Макодзеба, 1963; Крафтс и Роббинс, 1964; Milas-Doyl O., 1965), явление неотении не рассматривается как биологическая особенность сорных растений, и, естественно, нет сведений о фенологии растений, имеющих неотенический характер развития, хотя нет оснований считать, что это явление у сорняков не было замечено.

Это вызвало необходимость проведения ряда наблюдений над видами сорных растений, которым свойственна неотения.

Наблюдения над фазами развития неотенических форм сорных растений мы проводили в стационарных условиях в биологическом питомнике Эрастовской опытной станции Всесоюзного научно-исследовательского института кукурузы (Украина) с 1959 по 1964 г. Результаты наблюдений показаны в таблице.

Из приведенных данных видно, что время цветения большинства видов зависит от срока появления всходов. Так, например, августовские всходы *Amaranthus blitoides* начали цвести через 17 дней после появления всходов. В то же время июльские всходы этого вида зацветали только через месяц. Такая же закономерность в прохождении фаз развития отмечена и у ряда других видов. У всходов, появившихся в более поздний период, заметно сокращается и межфазный период. Растения, таким образом, как бы спешат уйти от приближающегося осенне-зимнего похолодания.

Некоторые виды к моменту наступления сильных заморозков успевают не только отцвести, но и образуют вполне зрелые плоды и жизнеспособные семена. К ним относятся *Amaranthus albus*, *A. blitoides*, *A. retroflexus*, *Chenopodium album*, *Ch. urbicum*, *Digitaria sanguinalis*, *Echinochloa crus-galli*, *Polygonum convolvulus*, *Portulaca oleracea*, *Salsola ruthenica*, *Setaria glauca*, *S. verticillata*, *Thlaspi arvense*. Хотя эти виды дают очень мало плодов, однако и такое количество их нежелательно, потому что все они осыпаются в почву, засоряя ее.

Несмотря на способность адаптации сорных растений к неблагоприятным условиям, у некоторых видов ко времени наступления заморозков не успевает закончиться цветение, не говоря уже о созревании плодов.

У неотенических форм видов, относящихся к группе зимующих, цвели не все особи. Так, у августовских всходов *Conringia orientalis* и у июльских всходов *Lycopsis arvensis* цвела всего лишь половина растений. Остальные растения в виде розетки ушли в зиму и благополучно перезимовали. Большинство экземпляров (95%) июльских всходов *Thlaspi arvense* также не цвели, а стали зимующими; остальные 5% растений представляли собой неотенические формы. Если у этих видов всходы появлялись в более поздний, летне-осенний период, то вследствие наступления низкой температуры они совсем не цвели, а превращались из неотенических форм в зимующие.

Фазы развития неотенических форм сорных растений

Виды	Всходы		Розетка, кущение		Стеблевание, выход в трубку		Бутонизация, колошение		Цветение		Созревание плодов		Плодовитость (количество плодов на 1 растение)
	начало	окончание	начало	окончание	начало	окончание	начало	окончание	начало	окончание	начало	окончание	
Amaranthus albus L.	19 VII 15 VII	24 VII 21 VIII	28 VII —	10 VIII —	5 VIII —	25 VIII —	16 VIII —	— —	25 VIII 7 IX	20 IX 5 X	20 IX 20 IX	— —	5—29 —
A. blitoides S. Wats.	20 VII	27 VII 20 VIII	— —	— —	5 VIII —	— —	19 VIII —	28 VIII —	25 VIII 6 IX	10 X —	8 IX 26 IX	20 X —	7—63 —
A. retroflexus L.	16 VII 11 VIII	21 VII 18 VIII	— —	— —	11 VIII —	— —	30 VIII —	15 IX —	5 IX 3 IX	1 X 5 X	20 IX 20 IX	— —	12—87 —
Ambrosia artemisifolia L.	23 VIII	1 IX	—	—	—	—	14 IX	—	2 X	—	—	—	Не плодоносит
Avena fatua L.	15 VII	—	25 VII	12 VIII	10 VIII	1 X	20 IX	—	25 IX	—	—	—	» »
Brassica nigra (L.) Koch	18 VIII	26 VIII	—	—	—	—	26 IX	—	20 X	—	—	—	» »
Chenopodium album L.	16 VII 15 VIII	22 VII 26 VIII	1 VIII —	10 VIII —	5 VIII —	30 VIII —	18 VIII 1 IX	5 IX 27 X	1 IX 20 IX	26 IX 10 X	20 IX —	10 X —	14—71 Не плодоносит
Ch. urbicum L.	27 VII 17 VIII	28 VII 23 VIII	5 VIII —	20 VIII —	15 VIII —	1 IX —	25 VIII 5 IX	16 IX —	12 IX 25 IX	25 IX 15 X	24 IX —	15 X —	19—94 Не плодоносит
Conringia orientalis (L.) Andrz.	16 VII 10 VIII	27 VII 21 VIII	25 VII 15 VIII	15 VIII 23 VIII	10 VIII 20 VIII	25 VIII 10 IX	20 VIII 1 IX	3 IX 20 IX	28 VIII 3 IX	10 XI —	— —	— —	» » » »
Cyclachaena xanthifolia (Nutt.) Fresen.	16 VII 22 VIII	23 VII 31 VIII	28 VII —	— —	10 VIII —	5 IX —	1 IX 24 IX	10 IX —	6 IX 20 X	1 X —	25 IX —	— —	» » » »
Datura stramonium L.	20 VII 5 VIII	— —	5 VIII 10 VIII	15 VIII 20 VIII	10 VIII 20 VIII	25 VIII 20 IX	19 VIII 8 IX	— 1 X	5 IX 25 IX	5 X —	— —	— —	» » » »
Digitaria sanguinalis (L.) Scop.	19 VII	27 VII	—	—	28 VII	—	15 VIII	—	19 VIII	1 IX	7 IX	25 IX	31—124
Echinochloa crus-galli (L.) Roem. et Schult.	19 VII 21 VIII	26 VII 30 VIII	—	—	10 VIII —	— —	5 IX 1 X	— —	10 IX —	26 IX —	28 IX —	— —	3—47 Не плодоносит

Продолжение

Виды	Всходы		Розетка, кущение		Стеблевание, выход в трубку		Бутонизация, колошение		Цветение		Созревание плодов		Плодовитость (количество плодов на 1 растение)
	начало	окончание	начало	окончание	начало	окончание	начало	окончание	начало	окончание	начало	окончание	
Fagopyrum tataricum (L.) Gaertn.	19 VIII	22 VIII	—	—	—	—	1 IX	—	10 IX	—	—	—	» »
Hibiscus trionum L.	15 VII	—	29 VII	—	—	—	1 IX	20 IX	10 IX	28 IX	25 IX	—	» »
Lycopsis arvensis L.	20 VII	—	—	—	—	—	—	—	27 IX	10 XI	—	—	» »
Polygonum convolvulus L.	20 VII 23 VIII	31 VII 29 VIII	27 VII —	— —	1 VIII —	— —	21 VIII 1 X	— —	24 VIII 15 X	20 IX —	26 IX —	15 X —	11—32 Не плодоносит
Portulaca oleracea L.	18 VII 20 VIII	— 16 IX	— —	— —	— —	— —	— 20 IX	— —	8 VIII 21 X	1 IX —	23 VIII —	29 IX —	92—187 Не плодоносит
Raphanus raphanistrum L.	19 VII 14 VIII	— —	— 20 VIII	— —	— 26 VIII	— 20 IX	3 VIII 1 IX	— —	10 VII 5 IX	— —	— —	— —	» » » »
Salsola ruthenica Iljin	16 VII	—	25 VII	5 VIII	1 VIII	—	20 VIII	5 IX	1 IX	29 IX	1 X	25 X	8—29
Setaria glauca (L.) Beauv.	19 VII	—	28 VII	—	10 VIII	—	22 VIII	31 VIII	26 VIII	15 IX	20 IX	10 X	4—41
S. verticillata (L.) Beauv.	20 VII	—	1 VIII	5 VIII	10 VIII	29 VIII	15 VIII	28 VIII	25 VIII	5 IX	25 IX	15 X	7—35
Sinapis alba L.	15 VII 11 VIII	— —	20 VII 20 VIII	25 VII 28 VIII	22 VII 25 VII	10 VIII 10 IX	5 VIII 5 IX	25 VIII —	11 VIII 10 IX	— —	29 IX —	— —	— Не плодоносит
Solanum nigrum L.	18 VII 16 VIII	2 VIII 26 VIII	— —	— —	— —	— —	17 VIII 19 IX	— —	25 VIII 26 IX	— —	— —	— —	» » » »
S. rostratum Dun.	19 VII 17 VIII	25 VII 24 VIII	— —	— —	— —	— —	21 VIII 24 IX	— —	27 VIII 29 IX	— —	— —	— —	» » » »
Stellaria media (L.) Cyr.	24 VIII	20 IX	—	—	—	—	23 IX	—	29 IX	—	—	—	» »
Thlaspi arvense L.	12 VII 23 VIII	20 VII 1 IX	10 VIII —	— —	— —	— —	— 1 X	— —	29 VIII 18 X	5 IX —	20 IX —	— —	24—46 Не плодоносит
Tribulus terrestris L.	16 VII	—	—	—	—	—	—	—	30 VII	—	—	—	» »

В степи Украины не всегда бывают условия для быстрого завершения онтогенеза неотеническими формами некоторых видов сорных растений.

Например, принадлежащие к группе ранних яровых *Avena fatua*, *Brassica nigra*, *Fagopyrum tataricum*, *Raphanus raphanistrum*, *Sinapis alba*, а также сорняки, имеющие продолжительный период вегетации, — *Ambrosia artemisifolia*, *Cyclachaena xanthifolia*, *Solanum nigrum*, *S. rostratum* — к моменту наступления заморозков не только не плодоносили, но даже не заканчивали цветения. У *Tribulus terrestris*, обладающего длительным периодом созревания плодов в обычных условиях, неотенические формы уже через две недели начали цвести, но, не закончив этой фазы, погибали от первых осенних заморозков.

Появлению неотенических форм сорных растений в степи Украины всегда предшествует выпадение осадков в количестве, необходимом для прорастания их семян. Но здесь выпадает различное количество осадков, а семена сорняков прорастают



Рис. 1. Неотенические формы сорных растений из сем. *Gramineae*.
1 — Setaria glauca P. B.; *2 — Echinochloa crus-galli* (L.) Roem. et Schult.; *3 — Eragrostis minor* Host

в почве с разной глубины, поэтому появившиеся всходы находятся в разновозрастном состоянии. Вследствие этого в одном и том же агроценозе популяция того или иного вида обычно представлена особями, находящимися в самых различных возрастных фазах. Это особенно заметно, когда после частых дождей долго стоит теплая погода, благоприятствующая прорастанию семян сорняков, находящихся в почве. Так, например, в посевах пропашных культур или на рано вспаханной зяби одновременно можно найти особи того или иного вида в различных возрастных состояниях: всходы, ювенильные экземпляры (фаза розетки—стеблевания), особи достаточно вегетативно развитые, но еще не достигшие половозрелого состояния (фаза бутонизации, колошения), и, наконец, половозрелые особи, цветущие и плодоносящие.

Возрастной состав популяции того или иного вида зависит не только от погодных условий (влажности почвы, температуры, солнечной инсоляции и пр.), но и от видовых особенностей растений (отношение к воде и свету, засухоустойчивость, морозостойкость), выработавшихся в процессе эволюции. Так, в теплый летне-осенний период неотенические формы влаголюбивого и теплолюбивого вида — *Portulaca oleracea* способны цвести и плодоносить. Однако если период цветения этого вида совпадает с наступлением заморозков, от которых погибают все надземные части растения, то плодоношение, естественно, отсутствует. С другой стороны, неотенические формы морозостойкого вида *Thlaspi arvense*, несмотря на осенние заморозки (—6°) и даже зимние морозы (до —27—28°), могут благополучно перезимовывать без явных признаков повреждения не только листьев, но и цветков.

Неотенические формы сорных растений вследствие своей карликовости (см. рис. 1, 2, 3 и 4), казалось бы, не представляют большой угрозы для возделываемых культур, так как ко времени появления их всходов почти все ранние культуры (пшеница, ячмень, овес и др.) бывают уже скошены, а поздние (подсолнечник, кукуруза, сахарная свекла, сорго и др.) имеют мощно развитые вегетативные органы (корни, листья и стебли), и карликовые сорняки уже не приносят им большого вреда.

Однако если учесть, что некоторые неотенические формы способны не только цвести, но и плодоносить, образуя в большинстве случаев семена с повышенной жизнеспособностью, то их существование нельзя игнорировать.

Борьба с сорняками-неотениками в системе зяблевой обработки почвы не представляет особой трудности. Эти формы сорных растений низкорослые и часто имеют слаборазвитую корневую систему, а отсутствие в этот период на поле культурных растений дает возможность проводить сплошную обработку почвы (в отличие от рыхления междурядий в посевах пропашных культур, где требуется уничтожить максимальное количество сорняков и по возможности полно сохранить культурные растения).

Лущение стерни после уборки зерновых культур для борьбы с сорняками является одним из звеньев системы зяблевой обработки почвы. Казалось бы, при наличии не-

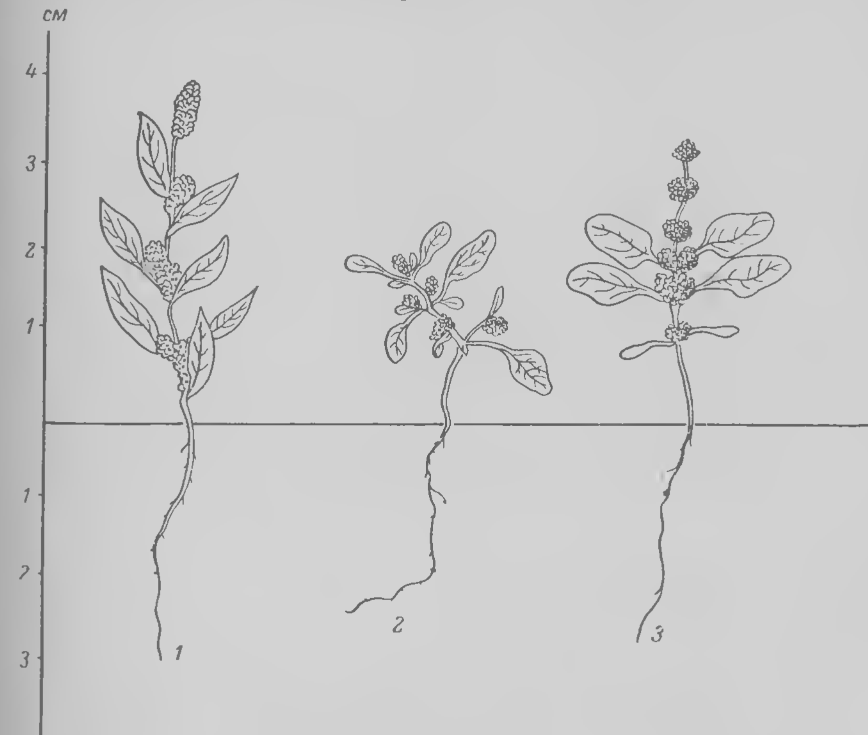


Рис. 2. Неотенические формы сорных растений из сем. *Chenopodiaceae*.
1 — Chenopodium album L.; *2 — Ch. glaucum* L.; *3 — Ch. urbicum* L.

отенических форм сорных растений достаточно провести лущение на небольшую глубину. Однако поле может быть засорено не только карликовыми сорняками, но и особями, типичными для того или иного вида, борьба с которыми несколько осложняется наличием у них более мощной корневой системы, поэтому обработку стерни дисковыми лущильниками необходимо проводить на глубину не менее 8—10 см. Кроме того, как показали многочисленные исследования, в одно и то же время в агрофитоценозе могут быть представители других биологических групп сорных растений, например многолетников и двухлетников. Это вызывает необходимость проводить лущение стерни на глубину 12—14 см многолемешными плугами, обеспечивающими более полное подрезание и истощение их подземных органов, чем при поверхностной обработке стерни дисковыми лущильниками.

Вспашка почвы, проводимая вскоре после лущения стерни, повышает роль лущения в борьбе не только с сорняками-неотениками, но и с другими формами сорных растений.

На вспаханных полях, где в массовом количестве имеются неотенические формы сорных растений, надо организовать дополнительную поверхностную обработку почвы (боронование, дискование, культивацию) или проводить опрыскивание гербицидами. В осеннее время гербициды необходимо применять с учетом их избирательности и специфического действия на сорные растения. Соединения 2,4-дихлорфеноксиуксусной кислоты (натриевая и аминная соли, бутиловый, октиловый и хлоркротиловый эфиры) можно использовать для борьбы с сорняками, принадлежащими к двудольным растениям; триазиновые гербициды (атразин и симазин) — для уничтожения



Рис. 3. Неотенические формы сорных растений из сем. *Amaranthaceae*.

1 — *Amaranthus blitoides* S. Wats.; 2 — *A. retroflexus* L.; 3 — *A. albus* L.



Рис. 4. Неотенические формы сорных растений из сем. *Polygonaceae*.

1 — *Polygonum scabrum* Moench· 2 — *Fagopyrum tataricum* (L.) Gaertn.; 3 — *Polygonum persicaria* L.

всех однолетних сорных растений на полях, предназначенных для посева кукурузы; гербициды общего действия (сульфамат аммония, роданистый натрий и др.) — для борьбы со всеми видами сорных растений. Наибольший эффект в борьбе с неотеническими формами сорняков дает применение комплексных приемов по следующей схеме: лущение стерни+вспашка зяби+поверхностная обработка в сочетании с применением гербицидов.

ЛИТЕРАТУРА

Васильченко И. Т. (1936). О значении морфологии прорастания семян для систематики растений и истории их происхождения. Тр. БИН АН СССР, сер. I, 3. — Васильченко И. Т. (1947). О формах неотении у цветковых растений. Природа, 1. — Васильченко И. Т. (1948). Неотения у цветковых растений. Тр. БИН АН СССР, сер. I. Флора и систематика. 7. — Васильченко И. Т. (1965). Неотенические изменения у растений. — Келлер Б. А. и др. (1934, 1935). Сорные растения СССР. I—IV. — Колев И. Д. (1960). Неотения у сорных растений. Вестн. с.-х. науки, 9. — Коровин Е. П. (1934). Растительность Средней Азии и Южного Казахстана. — Корсмо Э. (1933). Сорные растения современного земледелия. — Котт С. А. (1961). Сорные растения и борьба с ними. — Крафтс А. и У. Роббинс. (1964). Химическая борьба с сорняками. — Ларіонов Д. К. и I. О. Макодзеба. (1963). Бур'яни та боротьба з ними. — Мальцев А. И. (1962). Сорная растительность СССР и меры борьбы с ней. — Нечаева Н. Т. (1950). Динамика растительности Кара-Кумов под влиянием выпаса. — Пачоский И. К. (1921). Основы фитосоциологии. — Поленов Л. В. (1960). Про явище неотенії у однорічних бур'янів. Укр. бот. журн., XVII. 3. — Попов И. В. (1920). Из наблюдений над биологией сорно-полевой растительности опытной станции. Тр. Воронежск. с.-х. опытн. станц., 5. — Хитрово В. Н. (1907). К систематике некоторых видов рода *Euphrasia* L. Тр. Бот. муз. Акад. наук, III. — Шахов А. А. (1950). Установки и очередные задачи эволюционной экологии растений. Растение и среда, II. — Kerner A. (1887). Pflanzenleben. — Miloš Dayl O. (1965). Plevele poli a zahrad. — Muenscher W. C. (1955). Weeds. — Swietochowski B., St. Tolpa. (1950). Chwasty.

Всесоюзный научно-исследовательский
институт кукурузы,
Днепропетровск.

(Получено 27 XI 1967).

УДК (253) 634 : 0.114.351 (571.65)

Г. В. Сныткин

ЗАПАСЫ НАПОЧВЕННОГО ПОКРОВА И РАСТИТЕЛЬНЫХ ОСТАТКОВ В ЛЕСАХ БАССЕЙНА РЕКИ КОЛЫМЫ

G. V. SNYTKIN. RESERVES OF LITTER AND PLANT REMAINS IN THE FORESTS OF THE RIVER KOLYMA BASIN (MAGADAN REGION)

В 1964—1966 гг. нами изучались запасы напочвенного покрова в наиболее распространенных и подверженных пожарам лиственничниках и зарослях кедрового стланика в бассейне верхнего течения р. Колымы. При этом было заложено 12 опытных участков, представляющих ступени экологических рядов леса (табл. 1). Большинство участков расположено в горных редкостойных лиственничниках, так как они преобладают по площади и являются главным объектом лесохозяйственной деятельности.

На опытных участках 3 раза в неделю проводились наблюдения за влажностью и динамикой запасов напочвенного покрова.

При определении запасов напочвенного покрова мы подразделяли его на следующие группы: 1) мхи и лишайники; 2) опад; к опаду относили также и «ветошь» из отмершей травы; 3) подстилка (т. е. нижний слой разлагающегося опада), включая куски гнилой древесины; 4) живые травы, полукустарнички и кустарнички вместе с подростом, самосевом и подлеском, которые по высоте не превышают кустарничков; 5) валежник, сучья, вершины — все, что прилегает к почве.

На опытных участках образцы отбирались каждый раз с 5 площадок размером 20×20 см, расположенных между кронами деревьев на расстоянии 3 м друг от друга. Новые площадки закладывали на участках, примыкающих к прежним.

Собранные образцы высушивались до абсолютно сухого состояния в термостатах при температуре 100—105°.

Результаты исследований показали, что запасы напочвенного покрова возрастают от сухих типов леса к влажным, что согласуется с данными, приведенными для европейской части СССР А. А. Молчановым (1960), и с нашими исследованиями в Западной Сибири, в междуречье Оби и Томи (табл. 2). Однако запас мхов и лишайников в хвойных лесах Магаданской области достигает 1.0—14.5 т/га, в то время как в Западной Сибири он составляет 0.4—4.4 т/га. Общие запасы напочвенного покрова в лесах

ТАБЛИЦА 1

Характеристика опытных участков

Номера участков	Растительность участка	Местоположение	Состав / возраст	Полнота (сомкнутость)	Подлесок / полнота	Напочвенный покров (виды): господствующие / высота (см)	Напочвенный покров (виды): сопутствующие
4	Заросли кедрового стланика.	Верхняя часть южного склона 2—3°.	10 к. стл. / 100	0.5	Береза карликовая / 0.4	Зеленые мхи / 0.5	Брусника, голубика, лишайники.
11	Лиственничник бруснично-лишайниковый.	Юго-восточный склон 3—4°.	10 л. / 50	0.3	—	Лишайники / 3	Брусника, багульник.
7	Заросли кедрового стланика.	Верхняя часть северного склона 20°.	10 к. стл. / 100	0.5	Береза карликовая / 0.3	Зеленые мхи / 0.5	Брусника, багульник.
2	Лиственничник кедровниково-брусничный.	Средняя часть южного склона 10°.	10 л. / 70	0.6	Кедровый стланик, ольховник, шиповник / 0.3	Зеленые мхи / 2	Брусника, иван-чай, злаки.
3	То же.	Верхняя часть южного склона 5°.	10 л. / 80	0.3	Кедровый стланик, береза карликовая, шиповник / 0.4	Брусника / 8	Иван-чай, зеленые мхи, осоки.
1	Лиственничник бруснично-ольховниковый.	Нижняя часть южного склона 30°.	10 л. / 50	0.7	шиповник, ольховник / 0.5	Брусника / 8	Иван-чай.
10	Лиственничник лишайниково-брусничный.	Юго-восточный склон 2—3°.	10 л. / 90	0.4	Шиповник / 0.3	Зеленые мхи / 6	Злаки, брусника, лишайники.
6	Заросли ольховника.	Средняя часть северного склона 45°.	10 ол. / 20	0.6	Кедровый стланик, береза карликовая / 0.7	Багульник / 30	Сфагнум.
12	Лиственничник брусничный.	Юго-восточный склон 30°.	10 л. / 40	0.9	Кедровый стланик / 0.2	Брусника / 10	Зеленые мхи, брусника, багульник.
9	Лиственничник долгомошный.	Юго-восточный склон 2—3°.	10 л. / 60	0.3	—	Кукушкин лен / 8	Сфагнум, багульник, брусника.
5	Лиственничник зеленомошно-сфагновый.	Нижняя часть северного склона 20°.	10 л. / 80	0.3	Кедровый стланик, береза карликовая / 0.4	Кукушкин лен / 6	Сфагнум, багульник, осоки.
8	Болото переходное осоково-сфагновое.	Надпойменная терраса р. Колымы.	Болото.				

ТАБЛИЦА 2

Запасы напочвенного покрова в абсолютно сухом состоянии в Магаданской (лиственничники) и Томской (сосняки) областях (т/га)

Номера участков	Растительность участка	Мхи и лишайники	Опад	Подстилка	Травяно-кустарничковый ярус	Валежник	Итого
	Географически замещающие типы леса						
9	Лиственничник долгомошный.	15.8	3.6		2.7	0.4	22.5
1	Сосняк долгомошный	1.9	3.0	6.9	1.1	1.2	14.1
3	Лиственничник кедровниково-брусничный	1.1	3.4	—	2.8	4.4	11.7
7	Сосняк брусничный . .	1.1	1.4	4.1	0.6	1.7	8.9
11	Лиственничник бруснично-лишайниковый	2.1	3.1	—	3.2	0.7	9.1
3	Сосняк лишайниковый	2.9	2.7	—	—	0.9	6.5
5	Лиственничник зеленомошно-сфагновый . .	16.1	6.5	—	2.9	0.7	26.2
2	Сосняк черничный . .	2.4	1.3	5.8	0.3	1.2	11.0
	Магаданская область						
4	Заросли кедрового стланика	1.3	—	—	1.1	6.1	8.5
7	То же	4.1	1.9	—	2.2	1.9	10.1
2	Лиственничник кедровниково-брусничный	1.0	4.7		2.5	3.4	11.6
1	Лиственничник бруснично-ольховниковый	1.1	4.5		3.2	3.9	12.7
10	Лиственничник лишайниково-зеленомошный	4.2	2.0		9.4	1.0	16.6
6	Заросли ольховника	11.6	4.2		3.1	1.3	20.2
12	Лиственничник брусничный	5.6	5.9	6.9	3.3		21.7
8	Болото осоково-сфагновое	9.4	1.0		2.0		12.4[1]
	Томская область						
5	Сосняк вейниково-разнотравный	0.4	1.2	1.2	0.5		3.3
13	Березняк разнотравный		0.8	2.0	0.9	0.4	4.1
14	Осинник разнотравный		1.0	2.0	0.7	0.7	4.4
4	Сосняк лишайниковый	4.4	3.1			0.6	8.1
6	Ельник кислично-разнотравный	1.3	1.0	4.8	0.3	0.9	8.3
10	Сосняк черничный . .	1.0	2.0	4.0	0.4	1.0	8.4
9	То же	1.4		5.4	0.8	1.9	9.5
8	Сосняк сфагновый . .	1.6	0.3		0.9		2.8[1]
11	Вырубка в сосняке брусничном	0.6	4.3	5.5	0.6	2.9	13.9
12	То же	0.8	2.3	3.2	0.4	4.2	10.9

Магаданской области в 2—3 раза больше, чем в Западной Сибири, а если учесть и запасы подстилки, то разница еще более увеличится.

Запасы напочвенного покрова в лиственничных лесах Центральной Якутии, которая по природным условиям сходна с Магаданской областью, меньше, и варьируют они в более узком диапазоне, чем на Крайнем Северо-Востоке. Так, в наших условиях количество опада в одном типе леса в среднем равно 3.7 т/га, а в Якутии 2.5 т/га (Поздняков, 1963).

Большие запасы напочвенного покрова в изученных типах леса Крайнего Северо-Востока по сравнению с Сибирью объясняются различиями условий. Холодные почвы, длительное поверхностное иссушение на Северо-Востоке ослабляют деятельность гнилостных микроорганизмов, что ведет к медленному разложению напочвенного покрова. Этому способствуют и микроклиматические особенности лесов.

[1] Запас торфа не учтен.

Запасы напочвенного покрова зависят от расположения различных участков леса, приуроченных к определенным элементам рельефа. На склонах по мере продвижения вверх запасы уменьшаются. Так, в нижних частях склонов они составляют 12.7—26.2 т/га, а в верхних частях — 10.1—11.7 т/га.

Северные склоны по сравнению с южными отличаются большими запасами; так, в кедровниково-брусничном лиственничнике, расположенном на южном склоне, запас составляет 11.7 т/га, а в зарослях ольховника, расположенных на такой же высоте северного склона, он равен 20.2 т/га. Такое увеличение напочвенного покрова на северном склоне происходит в основном за счет мхов. Причиной этому являются различия в микроклимате и почвах. Северный склон меньше прогревается, температура воздуха здесь ниже, чем на южном. Так, сумма температур в 1965 г. с 17 по 28 августа в 13 часов на высоте 2 м на северном склоне составляла 97.9°, а на южном — 187.7°. Почва на северном склоне в летнее время оттаивает на меньшую глубину, чем на южном. В результате этого разложение напочвенного покрова на северных и южных склонах происходит неодинаково.

Запасы напочвенного покрова в течение вегетационного сезона не остаются постоянными. Наиболее сильно изменяются они на участках с преобладанием травянистых растений. Так, на осоково-сфагновом болоте запас сухой травы постепенно уменьшается от 1.2 т/га в середине июля до 0.5 в середине августа. Небольшие изменения происходят в типах леса с покровом из вечнозеленых кустарничков. Следовательно, количество живого покрова и растительных остатков, а вместе с ним и пожарная опасность связаны с вегетационным сезоном. В начале весны в травяных типах леса травяного яруса почти нет и поэтому пожары легко распространяются. Летом, в период максимума развития травяного яруса, пожарная опасность снижается. Осенью травы постепенно увядают, высыхают и вновь способны гореть.

Однако в лесах Магаданской области пожарная опасность меньше связана с развитием растительности, чем в Сибири. В приведенном выше примере загораемость осоково-сфагнового болота сохранялась в течение всего пожароопасного сезона лишь с той разницей, что весной интенсивность горения была намного выше, чем летом. В условиях Западной Сибири пожарная опасность в течение вегетационного сезона значительно изменяется. Если весной здесь возможны сильные пожары, то летом, во время максимума развития травяного яруса, занятые им участки являются надежными препятствиями огню. В сосняке вейниково-разнотравном запас трав нарастает от 0.28—0.36 т/га в середине июня до 0.72 в середине июля, а затем снижается до 0.48 т га в середине мая.

Количество напочвенного покрова определяется не только природными особенностями района, но и периодичностью лесных пожаров. Многократное прохождение огня по одной площади приводит иногда к полному уничтожению напочвенного покрова.

Приведенные данные о распределении напочвенного покрова по типам леса позволяют определить степень пожарной опасности и рационально осуществлять их охрану. Особенно это важно знать в засушливые годы, когда горимость леса наивысшая.

Кроме того, сведения о запасах напочвенного покрова необходимо использовать при организации пастбищного хозяйства, для определения размера площади пастбищ на одного оленя, составления маршрутов движения стад с учетом запасов кормов на пути движения, рациональной смены сезонных пастбищ. Сведения о запасах напочвенного покрова раскрывают новые возможности эксплуатации обширных площадей таежной зоны для выпаса скота, а также позволят регулировать важные процессы в жизни леса, связанные с почвообразованием, гидрологией и возобновлением.

ЛИТЕРАТУРА

Молчанов А. А. (1960). Гидрологическая роль леса. — Поздняков Л. К. (1963). Гидроклиматический режим лиственничных лесов Центральной Якутии.

Магаданская лесная опытная станция.

(Получено 6 III 1967).

ОБЗОРНЫЕ СТАТЬИ

УДК 576.312.37 576.312 : 582.26

Т. В. Седова

СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ КАРИОЛОГИИ ВОДОРОСЛЕЙ

T. V. SEDOVA. THE RECENT STATUS OF KARYOLOGY OF ALGAE

Водоросли представляют очень интересную в эволюционном отношении растительную группу, имеющую общего предка с примитивными по организации бактериями; вместе с тем это та прогрессивная ветвь эволюции, которая дала начало зеленым наземным растениям.

Для решения вопроса о систематическом положении той или иной водоросли альгологу приходится использовать большое число критериев и признаков, из которых цитологические (строение ядра, пластид, аппарата Гольджи, жгутиков, некоторых специфических структур цитоплазмы и др.) все более широко и успешно привлекаются для выяснения некоторых спорных проблем таксономии водорослей (Godward, 1956; Godward a. Newnham, 1965; Ettl, 1966; Manton, 1967; Hall a. Claus, 1967; Peat a. Whitton, 1967).

Рассмотрение результатов исследований в области ядерной цитологии водорослей является предметом настоящей статьи.

Как известно, по типу клеточной организации водоросли подразделяются на прокариотические (синезеленые — *Cyanophyta*) и эукариотические (прочие отделы) организмы.

Структурное своеобразие синезеленых водорослей издавна привлекало внимание исследователей. Прекрасный обзор работ начального периода в изучении этих организмов дан Ю. И. Полянским (1936) в монографии А. А. Еленкина.

В то время было уже известно, что содержимое их клетки подразделяется на окрашенную периферическую часть — хроматоплазму, и центральную бесцветную — центроплазму, в которой отчетливо выявляются компоненты разнообразного строения, дающие при окраске по Фёльгену отчетливую реакцию на тимонуклеиновую кислоту (ДНК).

Совершенствование техники фиксации и окраски, использование данных электронной микроскопии открыли новый этап в изучении клеточных структур водорослей. Так, было установлено поразительное сходство в строении хроматоплазмы бактерий и синезеленых водорослей, хотя у последних отмечается явное усложнение ее организации. Робиноу (1960), ссылаясь на результаты, полученные рядом исследователей, указывает, что у синезеленых водорослей хроматиновые структуры не отделены от остальной плазмы оболочкой, деление осуществляется без образования веретена и хромосом и отсутствует типичная интерфаза, но тем не менее происходит правильная передача наследственной информации. Хопвуд и Глауерт (Hopwood, Glauert, 1960) выявили у *Anabaena cylindrica* ядерное вещество фибриллярного строения, погруженное в более дисперсный матрикс. С помощью электронного микроскопа у *Anabaena* sp. удалось установить в нуклеоплазме фибриллы толщиною 25—30 Å, которые соответствуют макромолекулам ДНК (Leak, 1965). По мнению Гейтлера (Geitler, 1960), центроплазма синезеленых водорослей кроме функций, свойственных ядру, выполняет функции, которые у других растений присущи цитоплазме.

Как указывают М. М. Голлербах и Э. Г. Кукк (1964), с позиций филогенетической систематики имеются все основания расценивать строение клеток бактерий, синезеленых водорослей и остальных растений как 3 самостоятельные ступени в развитии клеток и организмов; эти ступени имеют общую основу в биохимическом и физиологическом единстве ядерного аппарата, но различаются по своей структуре.

В этой связи представляет интерес изучение ядер *Dinoflagellatae* (отдел *Pyrrophyta*), которые имеют оболочку, пронизанную порами (Grell u. Schwalbach, 1965); у них нет типичного митоза, но в ядре обнаружены фибриллы толщиной 30—60 А и подтверждена их хромосомная природа (Haller и др., 1965). Хромосомоподобные структуры остаются видимыми в интерфазе и не претерпевают типичной спирализации. При изучении в электронном микроскопе они оказались сходными с нуклеоплазмой бактерий и синезеленых водорослей, однако в ядрах *Dinoflagellatae* фибриллы ДНК расположены более упорядоченно. В настоящее время появилась серия работ, авторы которых считают ультраструктуру ядра перидиниевых водорослей важным промежуточным этапом эволюции между прокариотами и эукариотами (Leadbeater, Dodge, 1967; Soyer, 1967).

Цитохимическое изучение нуклеоплазмы позволило установить одну черту, общую для всех организмов, лишенных типичного митотического аппарата (бактерии, синезеленые водоросли и *Dinoflagellatae*), — отсутствие гистонов (Ris, 1963; De Deepesh a. Chosh, 1965; Haller и др., 1965). Эти результаты согласуются с представлениями о роли гистонов в спирализации хромосом. Таким образом, как химически, так и структурно, генетические системы бактерий, синезеленых водорослей и *Dinoflagellatae* гораздо проще, чем хромосомы животных и растительных клеток, которые представляют более сложный комплекс в отношении репликации, рекомбинации и физиологических свойств. Водоросли других отделов обладают типичным ядром, окруженным двойной мембраной с круглыми порами. Наиболее характерными признаками ядра являются размеры, форма и число их на одну клетку.

Размеры ядра варьируют от 0.75 μ у *Chlorococcum* до 1.7 мм у *Acetabularia*. Ядра обычно сферические, линзо- или яйцевидные, но иногда могут быть спиральными, как в подвижных клетках *Charophyta*. При делении ядра происходит некоторое его вытягивание. Положение ядер бывает париетальным, центральным или апикальным. Как правило, клетки одноядерны, но встречаются и ценоцитные: у некоторых *Chlorophyta* (*Cladophora* и близкие к ней роды, некоторые *Chlorococcales* и *Siphonales*), *Xanthophyta* (некоторые *Heterococcales* и *Botrydium*), в междоузлиях *Charophyta* и у некоторых *Rhodophyta* (*Gelidiales*, *Rhodymeniales* и *Ceramiales*). В последней группе у *Griffithsia* даже верхушечные клетки многоядерны. Однако во всех перечисленных группах репродуктивные клетки одноядерны, за небольшим исключением (зооспоры *Vaucheria*). В онтогенезе многоядерность может возникать рано (*Cladophora*, *Protosiphon*) или перед размножением (*Acetabularia*).

Пестрота картин покоящегося ядра обусловлена также формой и размером ядрышек, наличием эухроматических и гетерохроматических хромосом, наличием или отсутствием, а также и количеством хромоцентров. Распределение хроматина бывает сетчатым, альвеолярным или в форме гранул, иногда связанных анастомозами. В ряде случаев покоящееся ядро кажется оптически пустым, что вызвано сильным уменьшением содержания хроматинового вещества (дехроматизация). Как правило, в каждом ядре имеется по одному ядрышку. Однако отмечены водоросли (*Conjugatae*, *Cladophorales*), где число ядрышек колеблется от одного до нескольких. В этой связи представляют интерес данные Кришнамурти (Krishnamurthy, 1959), который изучал митоз *Porphyra*. Он установил, что когда интерфаза между последовательными клеточными делениями короткая, ядро содержит 1—5 ядрышек, но если она растягивается, все ядрышки сливаются в одно крупное. Иногда описываются вакуолизированные и рассеченные ядрышки (Westbrook, 1935). Кинг (King, 1955,1959) на примере десмидиевых описал 4 основных типа ядрышек: 1) одно простое ядрышко; 2) несколько маленьких простых ядрышек; 3) сложная ядрышковая масса в виде дольчатого образования, возникающего в результате сжатия вытянутого перекрученного тела ядрышка; 4) комплекс из большого числа мелких сближенных ядрышек, имеющий вид цепочек.

У некоторых водорослей (*Euglena*, *Spirogyra*, *Navicula*) вместо ядрышка обнаружено специфическое образование — кариосома. Она, как и ядрышко, хорошо красится ядерными красителями, не дает ядерной реакции при окраске по Фёльгену, но во время митоза не исчезает, а делится путем перешнуровки. Одним из самых существенных признаков ядра, имеющего кариосому, является наличие интрануклеарного веретена во время митоза. Многие исследователи рассматривают кариосому как место скопления всего хроматина клетки — ядрышкового и хромосомного. Исходя из этого представления, можно считать, что появление типичных ядрышек свидетельствует не только о функциональной, но и о топографической дифференциации клеточного хроматина. Детальное изложение истории изучения кариосомы можно найти в работах Леедале Leedale, 1958б) и Шусснига (Schussnig, 1953).

Изучая особенности ядра *Mougeotia*, Петершилка (Peterschilka, 1922) установил, что ядрышко ведет себя здесь иначе, чем у других растений. Вероятно, данное образование, как и у *Spirogyra*, является производным кариосомы. В этой связи интересно, что у ряда водорослей ядрышко может сохраняться в течение всей профазы (*Cryptomonas*, *Cladophora*), у *Rhodophyta* оно исчезает в ранней метафазе (Rao, 1960) или ядрышко исчезает, а хромосомы остаются погруженными в интенсивно красящееся вещество. Впервые его обнаружил Гейтлер (Geitler, 1935) в период митоза *Spirogyra* и назвал «ядрышковым веществом». Сейчас этот термин широко вошел в литературу. Подобная картина обнаружена у ряда других водорослей, например у *Chlamydomonas* (Schaechter a. De Lamater, 1955). Гудвард (Godward, 1953) на основании изучения ядрышек у 15 видов *Spirogyra* различает 3 основных типа разрушения их в профазе: 1) постепенное разрушение ядрышка и рассеивание тонко структурированного материала по всему ядру; 2) внезапное диспергирование ядрышка на глыбки и гранулы, располагающиеся в области хромосом; 3) ядрышко теряет свою структурную организацию в течение профазы, но ядрышковый материал не рассеивается, хотя занимаемая им площадь несколько увеличивается. В ходе митоза происходит перераспределение «ядрышкового вещества». Гудвард и Жордан (Godward a. Jordan, 1965) с помощью электронного микроскопа изучили поведение ядрышка в ходе митоза у *Spirogyra* и установили, что «ядрышковое вещество», в которое погружены хромосомы в метафазе, состоит из тех же структурных элементов, что и ядрышко.

Длительное время существовало мнение, высказанное впервые М. И. Голенкиным (1899) и Нойнштейном (Neuenstein, 1914), относительно происхождения хромосом из ядрышка. Для криптомонад Гартманн и Чагас (Hartmann u. Chagas, 1910), Данжар (Dangeard, 1910), Алексеев (Alexeieff, 1911) и Неглер (Nägler, 1912) пытались доказать,

что хромосомы происходят из кариосомы или по крайней мере из значительной ее части. Однако на основании изучения различных объектов эта точка зрения стала опровергаться (Bělař, 1926; Geitler, 1930; Westbrook, 1935; Bold, 1951; Sarma, 1958; Krishnamurthy, 1959).

У водорослей, как у большинства растений и животных, обнаружены хромоцентры. Они представляют собой крупные гранулы (*Spirogyra submargaritata*) либо более или менее длинные и короткие нити (*S. subechinata*) (Godward, 1956), и наличие и число на одно ядро варьируют даже в пределах одного вида, например у *Zygnema*, *Mougeotia* (Prasad, 1958), *Microspora* (Sarma, 1958), *Trentepohlia* (Chowdary, 1960), а у других водорослей (*Spirogyra*) они представляют специфический систематический признак (Godward, 1956). Иногда (*Spirogyra submargaritata* — Godward, 1956; *Microspora amoena* и *Sphaeroplea annulina* — Sarma, 1958; *Cladophora* — Sinha, 1958) хромоцентры связаны с ядрышком, а у *Spirogyra britannica* (Godward, 1956), *Stigeoclonium flagelliferum* и *Microthamnion kützingianum* (Abbas, 1965) хромоцентров вообще не обнаружено. Поскольку их изучение в настоящее время не дало чего-либо нового для познания их происхождения и роли, нет необходимости подробнее останавливаться на этом вопросе.

У водорослей ход митоза и последовательность его стадий такие же, как и у большинства растительных и животных организмов.

Митотическое деление начинается обычно с увеличения ядра, его грануляции и дифференциации хромосом в период ранней профазы. Ядро иногда увеличивается в 3—4 раза по сравнению с первоначальными размерами, как например у *Sphaeroplea annulina* (Sarma, 1958), *Uronema* sp., *Hormidium* sp. (Sarma, 1963). Интересно, что в ряде случаев — у *Mougeotia* (Peterschilka, 1922), *Volvox* (Metzner, 1945), *Woloszynskia micra* (Leadbeater, Dodge, 1967), оболочка ядра сохраняется в течение почти всего митоза. У *Microspora amoena* (Neuenstein, 1914) и *M. stagnorum* (Cholnoky, 1932) ядерная оболочка сохраняется до метафазы, у *Rhodophyta* она исчезает в ранней метафазе (Rao, 1960), а у *Microspora loefgrenii* (Kostrum, 1944) сохраняется вплоть до конца анафазы. У ряда водорослей (многие представители *Cryptomonadales*, *Cladophorales*, *Bacillariophyta*, *Rhodophyta*) отмечено сохранение хромосом в покоящемся ядре в виде тонких спиральных нитей. Сильно хроматизированные хромосомы в интерфазе обнаружены у *Euglena* и *Dinoflagellatae* (Schussnig, 1953).

Хромосомы водорослей трудно изучать из-за их очень маленьких размеров, скученности и иногда полного отсутствия морфологических различий. Характеристика хромосом включает их число, размеры, форму, функции, плоидность и такие специфические признаки, как наличие или отсутствие центрометрической организации или типичной интерфазной структуры.

За последнее время существенно пополнились знания относительно чисел хромосом благодаря сводкам Делай (Delay, 1953), в которую включены сведения с 1938 по 1953 г., Тышлера (Tischler, 1951), Аустина (Austin, 1956), Маня (Magne, 1964), а также благодаря ряду работ, посвященных изучению отдельных порядков, семейств и родов: *Charophyta* (Hotchkiss, 1963; Tindall a. Sawa, 1964; Guerlesquin, 1964, 1965), *Ulotrichales* (Sarma, 1957, 1963а, 1963б), *Dinoflagellatae* (Dodge, 1963), *Oedogonium* (Henningsen, 1963), *Spirogyra* (Geitler, 1930; Godward a. Newnham, 1965), *Laminariales* (Evans, 1965), *Chaetophorales* (Abbas a. Godward, 1964), *Euglenophyta* (Leedale, 1958а).

У водорослей в период метафазы и анафазы хромосомы находятся в состоянии максимальной спирилизации, что позволяет производить их подсчет. Однако довольно часто в этот период может происходить слипание хромосом, как у *Conjugatae*. У некоторых *Ulotrichales* и *Chaetophorales* индивидуальность хромосом в период метафазы и анафазы трудно выявить из-за их чрезвычайно малых размеров и сильного сближения, а также прилипания к хромосомам «ядрышкового вещества», как это отмечалось у *Spirogyra* (Godward, 1953). У значительного числа водорослей наиболее удобной для подсчета хромосом оказывается поздняя профаза (*Ulothrix zonata*), различные виды *Uronema* (Sarma, 1963а, 1963б), но у других, например у *Chara*, подсчет производился в анафазе (Tindall a. Sawa, 1964). У *Rhodophyta*, по данным Рао (Rao, 1960), в ранней профазе хроматин имеет вид тонких нитей, а в поздней профазе хромосомы коккоидной формы располагаются по всей поверхности ядра и удобны для подсчета их числа.

Самое низкое число хромосом отмечено у *Prasiola japonica*, где $n=3$ (Fujiyoma, 1955), а самое высокое у *Netrium digitalis* — $n=592$ (King, 1955). Как указывает Хеннингсен (Henningsen, 1963), крупноклеточные виды имеют больший абсолютный и относительный объем хромосом по сравнению с мелкоклеточными видами.

Из огромного многообразия водорослей в отношении хромосом изучена еще очень незначительная часть. Это не позволяет делать широких выводов, но дает все же возможность отметить некоторые закономерности. Просмотр данных о хромосомных числах показывает, что некоторые более ранние подсчеты не согласуются с последними работами. Технические трудности, маленький размер хромосом и разные стадии митотического цикла, на которых производится их подсчет, могут быть причиной несоответствия чисел хромосом, определяемых разными авторами у одного и того же вида. Однако формы с различными числами хромосом могут представлять и разные цитологические расы одного вида. Имеются доказательства наличия цитологических рас у *Microspora amoena* — $n=32$ и $n=20$, *Enteromorpha compressa* — $n=9$ и $n=10$ (Sarma, 1958), *Uronema terrestre* — $n=16$ и $n=12$ (Chowdary, 1964б; Sarma, 1963б).

Несмотря на это, число хромосом часто может служить характеристикой вида; так, у *Oedogonium pachyandrium* $n=15$ (Kretschmer, 1930), у *O. capillare* $n=16$ (Henningsen, 1963), у *O. terrestris* $n=17$ (Chowdary, 1964а), у *O. pringsheimii* $n=18$ (Henningsen, 1963), у *O. cardiacum* $n=19$ (Sinha, 1963).

Отмечены случаи варьирования числа хромосом даже в моноколониальной культуре *Asterphomene gubernaculifera*, где было обнаружено n = 6, 7 и 8 (Cave a. Pocock, 1956), что является результатом их нерасхождения или фрагментации в ходе митоза. Большую сводку по кариологии британских представителей *Laminariales* составил Эванс (Evans, 1965); в ней отмечены существенные колебания гаплоидного числа хромосом. Оказалось, что колебания в числе хромосом могут быть связаны с различными местообитаниями организмов, причем решающим фактором является pH среды. Так, по данным Герлескэн (Guerlesquin, 1964), *Tolypella glomerata* имеет n = 20 при pH 7.8, n = 15—20 при pH 7.4 и n = 30 при pH 7.2. Этому же автору удалось обнаружить колебания гаплоидного числа хромосом в сперматоцитах *Tolypella*, *Nitellopsis* и *Chara* в пределах одного индивида. Уменьшение числа хромосом по сравнению с обычным обозначается как гипогаплоидия, а увеличение — как гипергаплоидия. Но Тиндал и Сава (Tindall a. Sawa, 1964) указывают, что только при сбалансированном мейозе возможно появление в естественных условиях потомства, способного выживать. Все эти данные имеют огромное значение для изучения таких проблем, как гибридизация, полиплоидия, вариабильность и т. д.

У многих водорослей критериями различения являются длина и ширина хромосом. На основании размеров в преметафазе или метафазе можно выявить 4 типа хромосом: 1) крупные — 5—10 μ (*Spirogyra crassa*, *S. triformis*, *S. subechinata*); 2) средние — 2—5 μ (*S. britannica*, большинство *Cladophorales*, *Oedogonium*); 3) мелкие — 1—3 μ (*S. submargaritata*, *Volvox*, а также некоторые хромосомы *Ulothrix zonata*, *Ulva lactuca*, *Enteromorpha compressa*, *Mougeotia* sp.); 4) очень мелкие — 0.25—1 μ (большинство родов *Volvocales*, *Chlorococcales*, *Ulotrichales*, *Chaetophorales*, некоторые виды *Spirogyra*, многие виды *Zygnema*, десмидиевые и некоторые *Siphonales*).

Если хромосомы сильно варьируют в размерах в пределах одного кариотипа, то более длинные располагаются по периферии, а более мелкие занимают центр метафазной пластинки. Часто в кариотипе можно составить ряд по убывающим размерам хромосом. Подобную картину в кариотипах *Ulothrix zonata* и *Uronema* отмечал Сарма (Sarma, 1963а, 1963б). Хромосомы разной величины отмечены в кариотипе *Navicula radiosa* (Geitler, 1951) и *Draparnaldia plumosa* (Sarma, 1964). Как указывает Сарма, единственно надежным критерием, который позволяет отличать морфологически сходные виды *Uronema confervicolum* и *U. terrestre* с одинаковым числом хромосом (n = 16), является различная длина их в кариотипе первого при отсутствии подобной разницы у второго. Мелкие хромосомы в виде гранул описаны у *Uronema gigas* (Sarma, 1960), *Chlamydomonas reinhardii* (Schaechter a. De Lamater, 1955), *Hydrodictyon africanum* (Proskauer, 1952) и др. Длинные петлеобразные хромосомы известны у *Eremosphaera* (Mainx, 1927).

Ориентация и конфигурация хромосом, особенно в анафазе, служат доказательством локализации центромер. Медиальная и субмедиальная локализация обнаружены у *Cladophorales* (Geitler, 1936; Schussnig, 1953; Sinha, 1958), *Oedogonium* sp. (Tschermak, 1943а, 1943б; Sinha, 1958), у некоторых *Volvocales* (Cave a. Pocock, 1951) и т. д. Субтерминальные центромеры известны у *Spirogyra britannica* (Godward, 1954), *Ulothrix zonata*, *Ulva lactuca*, *Draparnaldia plumosa* (Sarma, 1958, 1963а, 1963б, 1964). У некоторых видов *Chlamydomonas* отмечены кольцеобразные хромосомы (Buffaloe, 1958). Гейтлер (1930), изучая митоз у *Spirogyra crassa*, установил, что более или менее изогнутые хроматиды лежат под прямым углом к длинной оси веретена и в анафазе расходятся параллельно друг другу. Автор приписывал эту особенность поведения «текучести веретена или твердости хромосом». Гудвард (Godward, 1954) объясняет подобное поведение полицентрической природой хромосом или наличием диффузных центромер. Особого внимания заслуживает сообщение Гудвард о наличии в кариотипе *Spirogyra submargaritata* хромосом как с локализованными, так и с диффузными центромерами. О наличии полицентрических хромосом у десмидиевых сообщал Кинг (King, 1955).

Хеннингсену (Henningsen, 1963) в результате изучения 5 видов *Oedogonium* на основании морфологических различий удалось выделить 3 группы хромосом: 1) крупные хромосомы с медиальной и субмедиальной центромерой, 2) хромосомы среднего размера с субмедиальной центромерой, 3) акроцентрические хромосомы. Установлено большое сходство кариотипов *O. plagiostomum* и *O. spectabile*, хотя эти два вида относятся к различным секциям рода *Oedogonium*.

При изучении ядра ряда водорослей, например *Cladophora* (Geitler, 1936), *Oedogonium* (Tschermak, 1943а, 1943б; Henningsen, 1963), *Spirogyra* (Godward, 1947, 1950а, 1950б, 1956), *Volvox* (Cave a. Pocock, 1951), удалось обнаружить ядрышкообразующие хромосомы с терминальными спутниками, отделенными от тела хромосомы субтерминальной нитью. Число их, как правило, соответствует числу ядрышек. Так, по данным Гудвард (Godward, 1956), у *Spirogyra submargaritata* обнаружено 4 ядрышка и 4 ядрышкообразующих хромосомы.

В хромосомных наборах многих водорослей имеются гетерохроматические хромосомы, как например у *Cladophora crystallina*, 2 хромосомы гетерохроматические (Schussnig, 1953). У *Spirogyra* (Godward, 1954), *Ulothrix zonata* (Sarma, 1963а), *Navicula radiosa* (Geitler, 1951) обнаруживаются эу- и гетерохроматические участки хромосом.

Эвансом (Evans, 1965) при изучении британских представителей ламинариевых было обнаружено различие хромосом по форме и размерам. Он обнаружил одну очень крупную X-хромосому, которая имеет парную маленькую Y-хромосому, что свидетельствует о наличии механизма половой детерминации.

Характерным элементом анафазного ядра является веретено, которое выявлено у многих водорослей: *Chlamydomonas* (Buffaloe, 1958), *Zygnema*, *Mougeotia* (Prasad, 1958), но имеются случаи, когда его невозможно обнаружить: большинство *Ulotrichales* и *Draparnaldia plumosa* (Sarma, 1958, 1963а, 1963б, 1964).

Как отмечают Картер (Carter, 1926), Фергюсон (Ferguson, 1932), Буффало (Buffaloe, 1958) и Прасад (Prasad, 1958), у ряда водорослей веретено не удалось найти как при окраске ацетокармином, так и гематоксилином. Возможно, что веретено теряет способность окрашиваться при высушивании либо его строение вообще различно у разных видов, что определяет его отношение к красителям. Чтобы сделать какие-либо выводы по этому вопросу, необходимы более критические работы.

Обычно ось веретена расположена параллельно длинной оси нити водоросли, состоящей из одного ряда одноядерных клеток. Отклонения отмечены у *Microspora* (Gremling, 1939; Kostrun, 1944; Sarma, 1958). По данным Гремлинга (Gremling, 1939), изучавшего митоз в живых клетках *Microspora amoena*, ось веретена вначале ориентируется поперечно, а затем, в результате вращения на 90°, во время телофазы, располагается продольно по отношению к длинной оси клетки. Подобное же явление обнаружил Хаазе (Haase, 1910) у *Ulothrix zonata*. Сарма (Sarma, 1958), исследуя фигуры деления 5 видов *Microspora*, пришел к выводу, что вращение оси веретена происходит на любой из трех стадий митоза — в метафазе, во время анафазного расхождения хромосом или после того, как уже образуются дочерние ядра (при этом иногда вообще не происходит образования клеточной перегородки).

Митотическим картинам ряда водорослей присуща еще одна органелла — центросома. Обычно она обнаруживается только в клетках животных. Среди растений центросомы были впервые обнаружены у водорослей среди некоторых *Chlorophyta*, *Phaeophyta* и *Rhodophyta*: *Sphacelaria*, *Fucus*, *Dictyota*, *Dasya arbuscula* (Westbrook, 1935), *Polysiphonia violacea* (Yamanouchi, 1906), *P. platycarpa* (Iyengar a. Balakrishnan, 1950), *Cladophora glomerata* (Schussnig, 1951), *Vaucheria* (Hanatschek, 1932), *Polytoma uvella* (Entz, 1918). Интересно, что даже в пределах одной группы родственных организмов у одних форма центросома отсутствует (*Navicula radiosa*), а у других имеется (*Surirella*) и довольно отчетливо выражена (Geitler, 1929). Центросомы обычно обнаруживаются только во время деления ядра, хотя у *Bacillariophyta* и *Sphacelariales* часто различаются и в покоящемся ядре. Они чаще, если не всегда, обнаруживаются в подвижных клетках, хотя тоже преимущественно во время деления ядра. Положение центросом может быть экстрануклеарным, как у *Polytomella* (McKater, 1925), или интрануклеарным, как у *Volvox* (McKater, 1929). Такая локализация центросом говорит в пользу взгляда, что эта органелла первоначально дифференцировалась в цитоплазме и была связана с определенными кинетическими функциями клетки (движение жгутиков) и лишь вторично сочеталась с процессом кариокинеза. В историческом аспекте этот вопрос детально рассмотрен в сводке Тышлера (Tischler, 1951).

У водорослей довольно широко распространено явление полиплоидии. Так, у *Cladophorales* обнаружены следующие числа хромосом: 12, 24, 36, 48, 72, 96, 144 (Geitler, 1936; Schussnig, 1938, 1944, 1951, 1954; Sinha, 1958). Гейтлер считает, что основным числом является 12. У *Spermothamnion turneri*, по данным Дрью (Drew, 1934, 1943), имеются гаплоиды, диплоиды и триплоиды с числами хромосом 30, 60, 90, причем триплоиды обнаружены только в апрельских сборах и всегда стерильны.

Для видов *Rhizoclonium* известны числа от 12 до 48 (Geitler, 1936; Venkataraman a. Natarajan, 1959; Sarma, 1960). Подобные примеры можно привести для *Chaetomorpha* (Sarma, 1960; Abbas a. Godward, 1964), большинства *Ulotrichales* (Sarma, 1958), *Zygnema* и *Mougeotia* (Prasad, 1958), десмидиевых (King, 1955), *Volvox* (Cave a. Pocock, 1951), *Chara* (Hotchkiss, 1963; Guerlesquin, 1964; Tindall a. Sawa, 1964). В сводке Маня (Magne, 1964) по красным водорослям приводятся числа хромосом для некоторых из них. Анализируя довольно неполные данные этой сводки, можно заметить, что более примитивные порядки имеют число хромосом, равное 10, а более эволюционно продвинутые — преимущественно 20. Роль полиплоидии в процессе эволюции на примере *Spirogyra* отмечает Аллен (Allen, 1958). О спонтанном образовании полиплоидов в природных условиях (у *Cosmarium*) сообщает Старр (Starr, 1958). Брандхам (Brandham, 1965) обнаружил в клоновых культурах ряда десмидиевых водорослей в вегетативной стадии 4 диплоидных и 1 тетраплоидный вид. Вероятно, в природных условиях полиплоидия может служить источником образования новых таксономических единиц на уровне подвида, вида и даже рода.

Экспериментально, путем температурного воздействия, полиплоидия впервые была вызвана у *Spirogyra* русским ботаником И. И. Герасимовым в 1902 г. В 1904 г. он сообщил о таком же действии анестезирующих веществ (эфир, хлороформ и т. д.). Аналогичное действие оказывает колхицин, что удалось показать для *Oedogonium* (Tschermak, 1943а, 1943б), *Micrasterias thomasianus* (Kallio, 1951), *Chara* (Delay a. Carpentier, 1955), *Chlamydomonas* (Wetherell a. Krauss, 1956; Walne, 1966), *Sphaeroplea annulina*, *Hydrodictyon reticulatum*, *Microspora loefgrenii* (Sarma, 1958) и т. д. Вопрос о действии колхицина на зеленые водоросли и о различиях митозов у водорослей и высших растений, обработанных колхицином, детально обсуждался в работе Сарма (Sarma, 1959).

Представляет интерес изучение влияния X-лучей на зеленые водоросли. Таким путем были получены мутанты у *Chlamydomonas eugametos*. Цитологический анализ обнаружил у них потерю ориентации хромосом в метафазе, отставание некоторых хромосом при движении к полюсам, вялое протекание анафазы, появление избыточных ядрышек. Наряду с этим получены физиологические мутанты. На основании много-

численных данных можно заключить, что водоросли по сравнению с высшими растениями более резистентны к действию мутагенных факторов (Wetherell a. Krauss, 1957). Так, Гудвард отметила, что колхицин в обычно применяемых дозах вообще не оказывает никакого действия на виды *Spirogyra* с полицентрическими хромосомами (Godward, 1960). Сделаны попытки выяснить механизм действия радиации и наркотических средств на водоросли (Jacobson, Lee, 1967).

В этой связи интересно указание о наличии у водорослей временной полиплоидии, обусловленной эндомитозом. Это явление обнаружено у *Chlamydomonas* (Buffaloe, 1958) в условиях высокой интенсивности света и вызвано подавлением ряда последовательных клеточных делений при нормальном ходе митозов. Размеры клетки и ядра при этом сильно увеличиваются, что приводит к образованию в культуре гигантских клеток, которые в конце концов приступают к делению, образуя нормальные с исходным числом хромосом. Подобное поведение ядер отмечено у *Prorocentrum micans* и *Goniodoma pseudogoniaulax* в старой культуре при остром недостатке питательных солей (Sousa e. Silva, 1965). При этом было обнаружено, что ядра, непрерывно делясь, не испытывают характерных превращений в ходе митоза и даже не образуют ядерной оболочки. Нормальное клеточное деление возобновляется при добавлении свежей питательной среды. У *Ulothrix* sp. Гросс (Gross, 1931) обнаружила многократное деление ядра. После образования определенного числа ядер вокруг каждого из них концентрировалась цитоплазма. У *Chlorella* отмечены случаи накопления сразу такого количества ДНК, которое достаточно для ряда следующих друг за другом делений. При соответствующем режиме освещения клетки вырастают до крупных размеров, а их ядра накапливают ненормально большие количества ДНК. Затем эти клетки делятся несколько раз подряд, производя дочерние клетки исходной плоидности, способные в свою очередь повторить этот цикл. Таким образом, здесь отсутствует типичное чередование синтеза ДНК и наступающего вслед за этим деления ядра. Число дочерних клеток определяется количеством ядерного вещества, которое формируется в период созревания, предшествующего ядерному делению. Сохранение оболочки ядра свидетельствует об эндомитотическом типе деления (Iwamura, 1955; Tamiya, 1963).

Все это показывает, какое огромное значение при подсчете числа хромосом имеет правильное определение и выбор фазы деления. Пренебрежение к этому требованию создает путаницу, как это имело место в отношении *Chlamydomonas eugametos*, где, по Гартману (Hartmann, 1934), $n=10$, а по другим данным (Schaechter a. De Lamater, 1955) $= 36 \pm 4$.

Суммируя вышеизложенные результаты исследований, надо подчеркнуть, что на примере водорослей можно проследить постепенное становление ядра как морфологически оформленной клеточной органеллы. У синезеленых водорослей при наличии механизма генетической информации ядро, хромосомы и другие структуры, присущие митотическим фигурам в общепринятом понимании, отсутствуют. Некоторые представители пиррофитовых водорослей обладают ядерным аппаратом промежуточного типа, характеризующимся отсутствием спирализации хромосом. У остальных типов водорослей внешнее многообразие митозов основывается главным образом на форме и различной степени участия локомоторного или ахроматического компонента ядерного веретена. Разнообразие в поведении ядра в ходе митоза у протозоа и низших водорослей отражает более примитивное, еще неупорядоченное его протекание по сравнению с высшими растениями; строение же митотического аппарата, ход митоза и реакции его на внешние факторы в общих чертах тождественны таковым у высших растений.

В заключение я выражаю искреннюю признательность проф. М. М. Голлербаху, проф. М. С. Навашину и Н. А. Чуксановой за помощь в работе над статьей.

ЛИТЕРАТУРА

(Герасимов И. И.) Gerassimoff J. J. (1902). Die Abhängigkeit der Grösse der Zelle von der Menge ihrer Kernmasse. Zeitschr. allgem. Physiologie, 1, 3. — (Герасимов И. И.) Gerassimoff J. J. (1904). Über die Grösse des Zellkerns. Beih. Z. Bot. Centralbl., 18, 1, 1.— (Голенкин М. И.) Golenkin M. I. (1899). Über die Befruchtung bei *Sphaeroplea annulina* und über die Struktur der Zellkerne bei einigen grünen Algen. Bull. Soc. Imper. Nat. Mosc., 13. — Голлербах М. М. и Э. Г. Кукк. (1964). Положение синезеленых водорослей в системе растительного мира и их филогенетические связи. В сб: Биология синезеленых водорослей. — Мэзия Д. (1963). Митоз и физиология клеточного деления. — Полянский Ю. И. (1936). Строение протопласта синезеленых водорослей (Цитология). В монографии А. А. Еленкина «Синезеленые водоросли СССР». — Робиноу К. Ф. (1960). Хроматиновые тельца бактерий. В сб: Анатомия бактерий. — Abbas A. (1965). Observations on cytology of *Stigeoclonium flagelliferum* Kütz. and *Microthamnion kützingianum* Naeg. Phykos, 4, 1. — Abbas A. a. M. B. E. Godward. (1964). Cytology in relation to taxonomy in *Chaetophorales*. Journ. Linn. Soc. London (Bot.), 58, 375. — Alexeieff A. (1911). Haplomitose chez les Eugléniens et dans d'autres groupes de Protozoaires. Compt. Rend. Soc. Biol. Paris, 71. — Allen M. A. (1958). The biology of a species complex in *Spirogyra*. Ph. D. Thesis. Indiana Univ. — Austin A. P. (1956). Chromosome counts in the *Rhodophyceae*. Nature, 178, 4529. — Bělař K. (1926). Der Formwechsel der Protistenkerne. Ergebn. u. Fortschr. Zool. Jena, 6. — Bold H. C. (1951). Cytology of Algae. In: Manual of Phycology, 27, 11. — Brandham P. E. (1965). Polyploidy in desmids. Canad. Journ. Bot., 43, 3. — Buffaloe N. D. (1958). A comparative cytological study of four species of *Chlamydomonas*. Bull. Torrey Bot.

Club, 85, 3. — Carter N. (1926). An investigation into the cytology and biology of the *Ulvaceae*. Ann. Bot., 40, 159. — Cave M. S. a. M. A. Pocock. (1951). Karyological studies in the *Volvocaceae*. Amer. Journ. Bot., 38, 10. — Cave M. S. a. M. A. Pocock. (1956). The variable chromosome number in the *Astraphomene gubernaculifera*. Amer. Journ. Bot., 43, 2. — Cholnoky B. (1932). Beiträge zur Kenntnis der Karyologie von *Microspora stegnorum*. Zeitschr. Zellforsch. u. mikrosk. Anatom., 16. — Chowdary Y. B. K. (1960). Cytology of *Trentepohlia* and *Cephaleuros*. Proc. Sympos. Algology (New Delhi, 1959). — Chowdary Y. B. K. (1964a). Cytology of *Oedogonium terrestris* Randhawa. Journ. Indian Bot. Soc., 43, 2. — Chowdary Y. B. K. (1964б). A cytological race of *Uronema terrestre* Mitra. Journ. Indian Bot. Soc., 43, 2. — Dangeard P. A. (1910). Etudes sur le développement et la structure des organismes inférieurs. Botaniste, 11. — De Deepesh N. a. S. N. Chosh. (1965). Cytochemical evidence for the apparent absence of histone in the cells of *Cyanophyceae*. Journ. Histochem. a. Cytochem., 13, 4. — Delay C. (1953). Nombres chromosomiques chez les Cryptogames (de 1938 à 1953). Rev. Cytol. et Biol. vég., 14, 2. — Delay C. a. S. Carpentier. (1955). Action de la colchicine sur *Chara vulgaris* L. 1. Action sur les filaments spermatogenes. Rev. Cytol. et Biol. vég., 16, 3—4. — Dodge J. D. (1963). Chromosome numbers in some marine Dinoflagellates. Botanica marina, 5, 4. — Drew K. M. (1934). Contributions to the cytology of *Spermothamnion Turneri* (Mert.) Aresch. I. The diploid generation. Ann. Bot., 48, 191. — Drew K. M. (1943). Contributions to the cytology of *Spermothamnion Turneri* (Mert.) Aresch., II. The haploid and triploid generations. Ann. Bot. n. s., 7, 25. — Entz G. (1918). Über die mitotische Teilung von *Polytoma uvella*. Arch. Protistenkunde, 38, 3. — Ettl H. (1966). Vergleichende Untersuchungen der Feinstruktur einiger *Chlamydomonas* Arten. Österr. Bot. Zeitschr., 113, 5. — Evans L. V. (1965). Cytological studies in the *Laminariales*. Ann. Bot., 29, 116. — Ferguson J. M. (1932). On the mitotic division of *Draparnaldia glomerata*. Ann. Bot., 46, 183. — Fujiyoma T. (1955). On the life history of *Prasiola japonica* Yatbe. Journ. Fac. Fisheries a. Anim. Husbandry, Hiroshima Univ., 1. — Geitler L. (1929). Über den Bau der Kerne zweier Diatomeen. Arch. Protistenkunde, 68, 4. — Geitler L. (1930). Über die Kernteilung von *Spirogyra*. Arch. Protistenkunde, 71, 1. — Geitler L. (1935). Neue Untersuchungen über die Mitose von *Spirogyra*. Arch. Protistenkunde, 85, 1. — Geitler L. (1936). Vergleichende Untersuchungen über den feineren Kern- und Chromosomenbau der Cladophoraceen. Planta, 25, 4. — Geitler L. (1951). Der Bau des Zellkerns von *Navicula radiosa* und verwandten Arten und präanaphasische Trennung von Tochtercentromeren. Österr. Bot. Zeitschr., 98, 1—2. — Geitler L. (1960). Schizophyceen. In: Handbuch der Pflanzenanatomie, 6, 1. — Godward M. B. E. (1947). The nucleolus and nucleolar organisers in *Spirogyra*. Heredity, 1. — Godward M. B. E. (1950a). On the nucleolus and nucleolar-organizing chromosomes in *Spirogyra*. Ann. Bot., n. s., 14, 53. — Godward M. B. E. (1950б). Somatic chromosomes of *Conjugales*. Nature, 165, 4199. — Godward M. B. E. (1953). Geitler's nucleolar substance in *Spirogyra*. Ann. Bot., n. s., 17, 67. — Godward M. B. E. (1954). The «diffuse centromere» or polycentric chromosomes in *Spirogyra*. Ann. Bot., n. s., 18, 70. — Godward M. B. E. (1956). Cytotaxonomy of *Spyrogyra*. I. *S. submargaritata*, *S. subechinata* a. *S. britannica* spp. nov. Journ. Linn. Soc. Lond. (Bot.), 55, 361. — Godward M. B. E. (1960). Resistance of algae to radiation. Nature, 185, 4714. — Godward M. B. E. a. E. G. Jordan. (1965). Electron microscopy of the nucleolus of *Spirogyra britannica* and *S. ellipsospora*. Journ. Roy. Microscop. Soc., 83, 3. — Godward M. B. E. a. R. E. Newnham. (1965). Cytotaxonomy of *Spirogyra*. II. *S. neglecta* (Hass.) Kütz., *S. punctulata* Jao, *S. majuscula* (Kütz.) Czurda emend., *S. ellipsospora* Transeau, *S. porticalis* (Müller) Cleve. Journ. Linn. Soc. Lond. (Bot.), 59, 377. — Grell K. G. u. G. Schwalbach. (1965). Elektronenmikroskopische Untersuchungen an den Chromosomen der Dinoflagellaten. Cromosoma, 17, 3. — Gremling G. (1939). Sur la division cellulaire chez *Microspora amoena* Kütz. Bull. Soc. Roy. Bot. Belgique, 72, 2, 22. — Gross I. (1931). Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Protophyten. VIII. Entwicklungsgeschichte, Phasenwechsel und Sexualität bei der Gattung *Ulothrix*. Arch. Protistenkunde, 73, 2. — Guerlesquin M. (1964). Contribution a l'étude chromosomique des Charophycées d'Italie péninsulaire. Rev. Gen. Bot., 71, 842. — Guerlesquin M. (1965). Sur quelques cas de variabilité naturelle du stock chromosomique haploide dans les spermatocystes des genres *Tolypella*, *Nitellopsis* et *Chara* (Charophycées). Bull. Soc. études Sci. Anjon, 5 (1962—1964), 92—94. — Haase G. (1910). Zur Kern- und Fadenteilung von *Ulothrix subtilis*. Arch. Hydrobiol. Planktonkunde, 5. — Hall W., G. Claus. (1967). Ultrastructural studies on the cyanelles of *Glaucocystis nostochinearum* Itz. Journ. Phycology, 3, 1. — Haller G., E. Kellenberger, C. Rouiller. (1965). Étude au microscope électronique des plasmas contenant de l'acide désoxyribonucléique. Journ. Microscop., 3, 6. — Hanatschek H. (1932). Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Protophyten. X. Der Phasenwechsel bei der Gattung *Vaucheria*. Arch. Protistenkunde, 78, 3. — Hartmann M. (1934). Beiträge zur Sexualitätstheorie mit besonderer Berücksichtigung neuer Ergebnisse von Fr. Moewus. Sitzungsberichte Preuss. Akad. Wiss., Phys-Math. Klub, 20. — Hartmann M. u. C. Chagas. (1910). Flagellaten-Studien. Mem. Inst. Oswaldo Cruz., 3. — Henningsen K. (1963). Chromosome numbers in five species of *Oedogonium*. Phycologia, 3, 1. — Hopwood D. a. A. Glauert. (1960). The fine structure of the nuclear material of a blue-green alga, *Anabaena cylindrica* Lemm. Journ. Biophys. a. Biochem. Cytology, 8, 3. — Hotchkiss A. T. (1963). A first report of chromosome number in the genus

Lychnothamnus (Rupr.) Leonh. and comparisons with the other *Charophyta* genera. Proceed. Linnean Soc., 83, 3, 403. — I w a m u r a T. (1955). Change of nucleic acid content in *Chlorella* cells during the course of their life-cycle. Journ. Biochem. (Tokyo), 42. — I y e n g a r M. O. P. a. M. S. B a l a k r i s h n a n. (1950). Morphology and cytology of *Polysiphonia platycarpa* Boergesen. Proceed. Indian Acad. Sci., ser. B, 31, 3. — J a c o b s o n B., T. L e e. (1967). Macromolecular synthesis and delayed mitotic death due to radiation and drugs in *Chlamydomonas* and *Chlorella*. Radiat. Res., 31, 3. — K a l l i o P. (1951). The significance of nuclear quantity in the genus *Micrasterias*. Ann. Bot. Soc. Zool. Bot. Fennicae Vanamo, 24, 2. — K i n g G. C. (1955). Some aspects of desmid cytology. British. Phycological Bull., 3. — K i n g G. C. (1959). The nucleoli and related structures in the desmids. New Phytologist, 58, 1. — K o s t r u n G. (1944). Entwicklung der Keimlinge und Polaritätsverhalten bei Chlorophyceen. Wiener Bot. Zeitschrift, 93, 3—4. — K r e t s c h m e r H. (1930). Beiträge zur Cytologie von *Oedogonium*. Arch. Protistenkunde, 71, 1. — K r i s h n a m u r t h y V. (1959). V. Cytological investigation on *Porphyra umbilicalis* (L.) Kütz. var. *laciniata* Lightf. Ann. Bot., n. s., 23, 89. — L e a d b e a t e r B., J. D. D o d g e. (1967). An electronmicroscope study of nuclear and cell division in a dinoflagellate. Arch. Microbiol., 57, 3. — L e a k L. (1965). Electron microscopic autoradiography incorporation of H^3-timidin in a blue-green alga, *Anabaena* sp. Journ. Ultrastruct. Res., 2, 1—2. — L e e d a l e G. F. (1958a). Mitosis and chromosome numbers in the *Euglenineae* (Flagellata). Nature, 181, 4607. — L e e d a l e G. F. (1958б). Nuclear structure and mitosis in the *Euglenineae*. Arch. Mikrobiol., 32, 1. — M a g n e F. (1964). Recherches caryologiques chez les floridées (rhodophycées). Cahiers Biol. Marine, 5, 5. — M a i n x F. (1927). Untersuchungen über die Ernährung und Zellteilung bei *Eremosphaera viridis* de Bary. Arch. Protkd., 57, 1. — M a n t o n I. (1967). Further observations the fine structure of *Chrysochromulina chiton* with special reference to the haptonema, «peculiar» Golgi structure and scale production. Journ. Cell. Sci., 2, 2. — M c K a t e r J. (1925). Morphology and life-history of *Polytomella citri* sp. n. Biol. Bull. Woods Hole, 49. — M c K a t e r J. (1929). Morphology and division of *Chlamydomonas* with reference to the phylogeny of the flagellate neuromotor system. Univ. California Publ. Zool., 33. — M e t z n e r J. (1945). A morphological and cytological study of a new form of *Volvox*. I, II. Bull. Torrey Bot. Club, 72, 1. — N ä g l e r K. (1912). Ein neuartiger Typus der Kernteilung bei *Chilomonas paramaecium*. Arch. Protistenkunde, 25, 3. — N e u e n s t e i n H. (1914). Über den Bau des Zellkerns bei den Algen und seine Bedeutung für ihre Systematik. Arch. Zellforsch., 13, 7. — P e a t A., B. A. W h i t t o n. (1967). Environmental effects on the structure of the blue-green alga, *Chlorogloea fritschii*. Arch. Mikrobiol., 57, 2. — P e t e r s c h i l k a F. (1922). Kernteilung und Pyrenoidvermehrung bei *Mougeotia*. Arch. Protistenkunde, 45. — P r a s a d B. N. (1958). Cytology and conjugation in *Zygnema* and *Mougeotia*. British Phycological Bull., 6. — P r o s k a u e r J. (1952). On the nuclear cytology of *Hydrodictyon*. Hydrobiologia, 4, 4. — R a o C. S. P. (1960). Cytology of red algae. In: Proceed. on the symposium on algology. — R i s H. (1963). Funktionelle und Morphologische Organisation der Zelle. Wissenschaftliche Konferenz der Gessellsch Deutsch. Naturforscher. u. Ärzte in Bottach-Egern, 1962.— S a r m a Y. S. R. K. (1957) Chromosome numbers in some members of the *Ulotrichales*. Nature, 180, 4575. S a r m a Y. S. R. K. (1958). Chromosome numbers in *Ulotrichales* and allied groups British Phycological Bull., 6. — S a r m a Y. S. R. K. (1959). Effects of colchicine on algae. In: Proceed. 46-th Indian Sci. Congr. Discussions, part IV. — S a r m a Y. S. R. K (1960). Some recent advances in the nuclear cytology of *Chlorophyceae*. In: Proceed. Symposium on algology. — S a r m a Y. S. R. K. (1963a). Contribution to the caryology of the *Ulotrichales*. I. *Ulothrix*. Phycologia, 2, 4. — S a r m a Y. S. R. K. (1963б). Contribution to the caryology of the *Ulotrichales*. II. *Uronema* Lagh. and *Hormidium* Klebs. Caryologia, 16, 2. — S a r m a Y. S. R. K. (1964). Some observations on the morphology and cytology of *Draparnaldia plumosa* (Vauch.) Ag. Rev. Algol., 7, 2. — S c h a e c h t e r M. a. E. D e L a m a t e r. (1955). Mitosis in *Chlamydomonas*. Amer. Journ. Bot. 42, 5. — S c h u s s n i g B. (1938). Der Kernphasenwechsel von *Cladophora gracilis*. Biol. Gen., 14. — S c h u s s n i g B. (1944). Zur Karyologie von *Cladophora glomerata*. Ber. Deutsch. Bot. Gessellsch., 62, 5. — S c h u s s n i g B. (1951). Der Kernphasenwechsel von *Cladophora glomerata*. Svensk. Bot. Tidskr., 45, 4. — S c h u s s n i g B. (1953). Handbuch der Protophytenkunde, I. — S c h u s s n i g B. (1954). Gonidiogenesis, Gametogenese und Meiose bei *Cladophora glomerata* (L.) Kütz. Arch. Protistenkunde. 100, 2. — S i n h a J. P. (1958). Chromosome numbers and life cycles in members of *Cladophorales*. British Phycological Bull., 6. — S i n h a J. P. (1963). Cytological studies on *Oedogonium cardiacum* Wittrock and one another *Oedogonium* sp. Cytologia. 28, 1. — S o u s a a. E. de S i l v a. (1965). Note on some cytophysiological aspects in *Prorocentrum micans* Ehr. and *Goniodoma pseudogoniaulax* Beich. from cultures. Notas e estud. Inst. Biol. Marit., 30, 58. — S o y e r M. (1967). Sur l'existence d'un axe chromosomien chez certains dinoflagellés. Compt. Rend. Soc. Biol. Paris, D, 265, 17. — S t a r r R. S. (1958). The production and inheritance of the triradiate form in *Cosmarium turpinii*. Amer. Journ. Bot., 45, 3. — T a m i y a H. (1963). Control of cell division in microalgae. Symposium on macromolecular aspects of the cell cycle. — T i n d a l l D. R. a. T. S a w a. (1964). Chromosomes of *Characeae* of the woods hole (Massachusetts) region. Amer. Journ. Bot., 51, 9. — T i s c h l e r G. (1951). Handbuch der Pflanzenanatomie, II, 2. — T s c h e r m a k E. (1943a). Über die Grössenverhältnisse von univalenten und bivalenten Rassen und das Auftreten natürlicher bivalenter Rassen bei *Oedogonium*. Biol. Zentralbl., 63. — T s c h e r m a k E. (1943б). Vergleichende und experimentelle

cytologische Untersuchungen an der Gattung *Oedogonium*. Chromosoma. 2.— V e n k a t a r a m a n G. S. a. K. V. N a t a r a j a n. (1959). Propiono-carmine squash technique and chromosome spreading in algae. Stain Technology, 34, 4. — W a l n e P. (1966). The effects of colchicine on cellular organization in *Chlamydomonas*. 1. Light Microscopy and cytochemistry. Amer. Journ. Bot., 53, 9.— W e s t b r o o k M. (1935). Observatious on nuclear structure in the *Florideae*. Beih. Bot. Centralbl., A, 53. — W e t h e r e l l D. F. a. D. W. K r a u s s. (1956). Colchicine induced polyploid in *Chlamydomonas*. Science, 124, 3210. — W e t h e r e l l D. F. a. D. W. K r a u s s. (1957). X-ray induced mutations in *Chlamydomonas eugametos*. Amer. Journ. Bot., 44, 7. — Y a m a n o u c h i S. (1906). The life-history of *Polysyphonia violacea*. Bot. Gaz., 42, 6.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 20 IV 1967).

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 019.941 : (045) : 582.394

C. N. Miller. Evolution of the fern genus Osmunda. Contributions from the Museum of Paleontology, vol. XXI, n° 8, pp. 139—203, 4 pls., 9 figs. June 30, 1967. (**Ч. Н. Миллер.** Эволюция рода Osmunda [папоротники]).

A. E. BOBROV (A REVIEW). *CH. N. MILLER.* EVOLUTION OF THE FERN GENUS *OSMUNDA* (1967).

Рецензируемая работа представляет обширное исследование третичных стволиков видов *Osmunda* L. с целью выяснения эволюции этой одной из древнейших групп папоротников. Статья содержит 64 страницы текста, 4 таблицы основных диагностических признаков ризомов ископаемых и современных видов рода, 4 таблицы микрофотографий срезов ископаемых ризомов и 9 схематических рисунков поперечных срезов черешков. Цитированная литература включает 51 название.

Следует отметить, что подобного рода исследования редки. Миллер весьма тщательно изучил как современный, так и ископаемый материал. Основное внимание обращалось на строение проводящей системы ризомов и черешков вай. Автором были изучены большие коллекции, хранящиеся в Музее палеонтологии Мичиганского университета, а также материалы Кидстона и Гвин-Воона, находящиеся в Британском музее в Лондоне и в университете Глазго и описанные ими в ряде статей, посвященных ископаемым *Osmundaceae* (Kidston a. Gwynne-Vaughan, 1907—1914). Наряду с этим Миллер использовал материал, послуживший в свое время основой для исследования по сравнительной морфологии современных осмундовых (Hewitson, 1962).

В работе описывается 4 новых ископаемых вида *Osmunda* L. (*O. pluma* C. N. Miller, *O. arnoldii* C. N. Miller, *O. praecinnamomea* C. N. Miller и *O. nathorstii* C. N. Miller), приводится ряд новых комбинаций и дается новое название формального рода — *Osmundacaulis* C. N. Miller (типом является *Osmundites skidegatensis* Penhallow) вместо незаконно употребляемого *Osmundites* Unger.

Автор придерживается традиционного расчленения *Osmunda* L. на 3 подрода — *Osmunda*, *Plenazium* C. Presl и *Osmundastrum* C. Presl, хотя в тезисах диссертации он уже рассматривает их в качестве самостоятельных родов. Он относит третичные виды к современным подродам *Osmunda* L. Правда, двумя годами ранее эта попытка была уже сделана Чендлер (Chandler, 1965), отнесшей раннеэоценовый *Osmundites dowkeri* Carruth к подроду *Plenazium* C. Presl рода *Osmunda* L.

Но наряду с точным указанием родства третичных находок стволиков *Osmundaceae* Миллер оставляет для меловых и раннемезозойских видов орган-род *Osmundacaulis* C. N. Miller; он расчленяет его на 3 филогенетические группы, которым не дается таксономического ранга: 1) *Osmundacaulis skidegatensis*, 2) *O. herbstii*, 3) *O. brasiliensis*. В эти три группы отнесено 14 ископаемых видов *Osmundites* Unger, для которых приведены новые комбинации.

Затем Миллер переходит к характеристике третичных стволиков, относящихся к современному подроду *Osmunda*; сюда же он включает и *O. claytoniana* L., обычно относимую к подроду *Osmundastrum* C. Presl. При этом единственным признаком, сближающим *O. claytoniana* L. и *O. regalis* L., является характер расположения склеренхимных элементов кольца. Приведенные Миллером схематические изображения поперечных срезов оснований черешков последних видов (фиг. 1, C и B соответственно) не убедили нас в необходимости отнесения *O. claytoniana* L. в подрод *Osmunda*.

Далее при описании нового ископаемого вида из палеоцена Северной Дакоты — *O. pluma* C. N. Miller автор приводит краткий диагноз, указывает местонахождение и горизонт, а также место, где хранится типовой материал, а затем помещает детальное описание проводящей системы ствола, листовых следов, оснований черешков и особенностей ветвления, а также данные о строении корней. Этой схемы Миллер придерживается и в остальных диагнозах новых видов.

Попутно кратко описываются верхнеэоценовый *O. oregonensis* (Arnold) C. N. Miller и *O. iliaensis* C. N. Miller nom. nov., более известный как *Osmundites schemnizensis* Petko из миоцена—плиоцена Венгрии — название, употребляемое для отпечатков перьев; после диагноза приводятся данные о возрасте, цитируется голотип и дается рубрика «Обсуждение», соответствующая рубрике «Примечание».

Второй новый вид подрода — *O. nathorstii* C. N. Miller, описанный на основании сохранившихся оснований черешков, близок к *O. claytoniana* L. Будет уместным заметить, что сходство в проводящей системе ризомов современных *O. claytoniana* L. и *O. regalis* L. может быть объяснено отдаленным родством, так как, по Миллеру, как виды *Osmunda*, так и *Osmundastrum* C. Presl произошли от мезозойских представителей, относящихся к группе *O. herbstii*. В пользу этого говорит и существование в настоящее время межродового гибрида, произрастающего в Гонконге, — *Osmundastrum bipinnatum* (Hook.) A. Bobr. (Бобров, 1967).

В заключении к подроду *Osmunda* Миллер указывает, что развитие *Osmunda* шло двумя путями: один, главный путь — *O. oregonensis* (Arnold) C. N. Miller, *O. iliaensis* C. N. Miller, *O. regalis* L., *O. japonica* Thunb., *O. lancea* Thunb. и *O. pluma* C. N. Miller, и второй, ответвляющийся от главного путь — *O. nathorstii* C. N. Miller и *O. claytoniana* L. Согласно Миллеру, описанные по отпечаткам перьев 6 мезозойских и 9 кайнозойских видов также должны быть отнесены к этому подроду. Автор считает, что подрод *Osmunda* достиг своего расцвета уже в раннем мелу, хотя происхождение его неясно.

Подрод *Osmundastrum* C. Presl, по Миллеру, включает современный *O. cinnamomea* L. и ископаемый вид из палеоцена Северной Дакоты — *O. precinnamomea* C. N. Miller. Миллеру удалось, наконец, решить вопрос, который уже более 60 лет оставался нерешенным — первична или вторична внутренняя эндодерма стелы *O. cinnamomea* L. Оказалось, что у миоцено-плиоценовых стволиков последнего вида внутренняя эндодерма отсутствует, и тем самым ее наличие свидетельствует о молодом новообразовании. Очевидно, подрод *Osmundastrum* более молодой, чем подрод *Osmunda*; некоторые признаки проводящей системы позволяют сближать его с родом *Todea* Willd. и подродом *Osmunda*.

Характеризуя проводящую систему видов *Plenazium* C. Presl, Миллер вслед за Хевитсоном (Hewitson, 1962) и Чендлер (Chandler, 1965) указывает на обособленность этого подрода. Описывая палеоценовый *O. arnoldii* C. N. Miller из Северной Дакоты, автор подчеркивает большую близость этого ископаемого вида с современными *O. banksiifolia* (C. Presl) Kuhn и *O. bromeliifolia* (C. Presl) Copel. Сюда же относится морфологически обособленный нижнеэоценовый вид *Osmunda dowkeri* (Carruth.) Chandler, описанный из Англии. К последнему в качестве синонима Миллер относит установленный из верхов эоцена Орегона *Osmundites chandleri* Arnold. Следует отметить, что ископаемые стволики из штатов Орегон, Юта и Южная Дакота, хранящиеся в Музее палеонтологии Мичиганского университета, были определены Миллером как относящиеся к *O. dowkeri* (Carruth.) Chandler. Эти находки сильно расширяют ареал вида. К подроду *Plenazium* C. Presl автором отнесены отпечатки перьев позднемеловых *O. arctica* Heer и *O. delawarensis* Berry, а также описанные по отпечаткам из эоцена-миоцена Англии *O. lignitum* Giebel и из миоцена Японии *O. bromeliifolioides* Matsuo.

Миллер считает, что родоначальника *Plenazium* C. Presl следует искать в мелу, так как уже с раннетретичного времени развитие подрода шло в двух направлениях: одна ветвь — *O. arnoldii* C. N. Miller, виды описанные по отпечаткам перьев, и современные виды, в то время как другая ветвь, слепая, представлена *O. dowkeri* (Carruth.) Chandler. Интересно, что уже в эоцене Англии совместно произрастали виды одного подрода — *O. dowkeri* (Carruth.) Chandler и *O. lignitum* Giebel. Для современных видов *Osmundastrum* C. Presl и *Plenazium* C. Presl это тоже характерно (Бобров, 1967). Например, на Филиппинах совместно произрастают *O. banksiifolia* (C. Presl) Kuhn и *O. bromeliifolia* (C. Presl) Copel, а в Уссурийском крае — *O. claytoniana* L. и *O. cinnamomea* L.

В заключении по эволюции всего рода *Osmunda* L. Миллер приходит к выводу, что род полифилетичен. Так, вероятно, *Osmunda* и *Osmundastrum* C. Presl произошли от одной предковой мезозойской группы типа *Osmundacaulis herbstii*, тогда как *Plenazium* C. Presl от другой — *O. skidegatensis*.

На наш взгляд, большой интерес представляет то, что сем. *Osmundaceae* как бы испытало две волны видо- и формообразования — в начале мезозоя (юра) и в конце мезозоя (верхний мел). Эта же картина наблюдается и у других семейств папоротников. Первой волне у *Osmundaceae* соответствует образование родов, объединяемых Миллером в подсем. *Thamnopteridoideae*, тогда как второй волне — развитие подсем. *Osmundoideae*, где эволюция идет на видовом уровне.

Замечание Миллера о большой константности признаков ископаемых вай и ризомов подтверждается данными Хевитсона (Hewitson, 1962) и нашими исследованиями (Бобров, 1966).

Назвав свою статью «Эволюция рода *Osmunda*», Миллер в основном использовал для исследования ископаемые третичные стволики, хотя в состав подродов им включаются и ископаемые виды, описанные по отпечаткам перьев. Часть последних видов им пропущена. В подроде *Osmunda* ему неизвестны описанные из апта—альба бассейна Колымы *O. cretacea* Samyl. и *O. denticulata* Samyl. (Самылина, 1964). К олигоцену—эоцену Будапешта относятся *O. leganii* Andreansky (Andreansky, 1952) и верхнеэоценовая *O. palaeobanksiifolia* Räsky, описанная из окрестностей столицы Венгрии (Räsky, 1964). Современным аналогом первого вида является *O. bromeliifolia* (C. Presl) Copel., тогда как аналог второго — *O. banksiifolia* (C. Presl) Kuhn. Оба ископаемых вида, относящиеся к подроду *Plenazium* C. Presl, были также пропущены Миллером.

Для выяснения эволюции рода *Osmunda* L. представило бы интерес привлечение данных спорово-пыльцевого анализа, говорящих о более раннем существовании и более широком ареале ископаемых представителей *Osmundaceae*. Не получила от-

ражения и предложенная Амберже (Emberger, 1962) схема эволюции семейства, основанная на данных строения проводящей системы стволиков и черешков вай.

Но, несмотря на отдельные недочеты, работа, проделанная Миллером, представляет большой интерес как по охвату материала, так и по сделанным выводам об эволюции группы.

ЛИТЕРАТУРА

Б о б р о в А. Е. (1966). Морфология спор семейства *Osmundaceae*. Бот. журн., 10. — Б о б р о в А. Е. (1967). Семейство *Osmundaceae* (R. Br.) Kaulf., его систематика и география. Бот. журн., 11. — С а м ы л и н а В. А. (1964). Мезозойская флора левобережья реки Колымы (Зырянский угленосный бассейн). I. Палеоботаника, V : 41—79. — A n d r e a n s k y G. (1952). Ujabb Harmadidöszaki páfrányok. Földt. Közlem., 82, 10—12 : 397—401. — C h a n d l e r M. E. J. (1965). The Generic Position of *Osmundites dowkeri* Carruthers. Bull. British Mus. (Nat. Hist.) Geol. 10, 6 : 141—161. — E m b e r g e r L. (1962). L'Interpret des Osmundacées triassiques récemment decouvertes. Naturalia Monspel., 14 : 41—45. — H e w i t s o n W. (1962). Comparative Morphology of the *Osmundaceae*. Ann. Missouri Bot. Gard., 49 : 57—93. — K i d s t o n R. a. D. T. G w y n n e - V a u g h a n. (1907—1914). On the fossil *Osmundaceae*. Trans. Roy. Soc. Edinburgh, 45 : 759—780, I (1907); 46 : 213—232, II (1908); 46 : 651—667, III (1909); 47 : 455—477 IV (1910); 50 : 469—480, V (1914).— M a t h i e s e n Fr. J. (1965). Palaeobotanical investigations in some cormophytic macrofossils from the Neogene tertiary Lignites of Central Jutland. I. Introduction and pteridophytes. Biol. Scrift. Dan. Vid. Selsk., 14, 6 : 24—25. — R ä s k y K. (1964). Studies of Tertiary Plant Remains from Hungary. Ann. Hist.-Nat. Museum Nat. Hungar., 56 : 63—84.

А. Е. Бобров

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 4 I 1968).

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ

УДК 92 (47) 551.481

ЕКАТЕРИНА АЛЕКСЕЕВНА ГАЛКИНА

(К 70-летию со дня рождения)

A. A. N I T Z E N K O AND M. S. B O T C H. YEKATERINA ALEXEYEVNA GALKINA (FOR HER 70th BIRTHDAY)

27 ноября 1967 г. исполнилось 70 лет со дня рождения Екатерины Алексеевны Галкиной, одного из крупных советских болотоведов.

Е. А. родилась в Петербурге в 1897 г. в семье офицера. В 1926 г. она окончила географический факультет Ленинградского университета. Свою научную деятельность Е. А. начала в качестве сотрудника заповедника Аскания Нова. В 1928 г. она поступила на работу в Карельский наркомзем и приступила к исследованию растительного покрова болот Карелии и Кольского полуострова. Местные специфические условия определяли здесь особые требования к исследованиям болот, своеобразие задач и методов. Болота занимают в Карелии огромные площади, и в период бурного развития экономики молодого Кольско-Карельского края, прежнего медвежьего угла России, могли сыграть (после освоения) большую роль в обеспечении новых поселков сельскохозяйственными землями, а также дешевым местным источником энергии — торфом. Срочно требовалось провести инвентаризацию болот и оценить их с качественной стороны. Местность здесь была малонаселенной, пути сообщения часто практически отсутствовали. Поэтому в 30-е годы в Карелии начались исследования болот с помощью самолета, как аэровизуальные, так и с применением аэрофотосъемки. В них и приняла самое деятельное участие Е. А. Галкина.

Для успешного выполнения поставленных задач нужно было разобраться в многообразии болотных ландшафтов, выявить определенные типы болотных массивов и установить закономерности их распределения. Использование самолета позволяло решать эти вопросы на более высоком теоретическом уровне. Как неоднократно подчеркивала в своих позднейших работах Галкина, исследователь, наблюдающий весь массив в целом, сразу воспринимает его конфигурацию, положение в рельефе, расположение водоприемников, закономерности размещения участков различного характера. Болото предстает перед наблюдателем как элемент географического ландшафта во всех его взаимосвязях.

Эти обстоятельства и оказали влияние на формирование Е. А. Галкиной как ученого-болотоведа с очень определенным направлением. В сущности все ее последующие основные работы представляют как бы одно развертывающееся полотно, которое в целом можно было бы озаглавить так: «Динамическая ландшафто-географическая типология болот и совершенствование методов ее разработки». Географическое образование Е. А. определило широкий подход к изучаемым проблемам.

В 1933 г. Е. А. стала сотрудником Ботанического института АН СССР.

Начиная с середины 30-х годов Е. А. опубликовала ряд очень интересных работ, посвященных применению аэрометодов к классификации болот и болотной растительности («Применение самолета при детальном изучении болот», 1937; «Аэровизуальные признаки болот в Карелии», 1937; «Подразделения болотной растительности средней Карелии и их значение для разработки научных основ освоения болот», 1939; «Использование материалов аэрофотосъемки для выявления свойств болотных массивов», 1942, и др.). В этом отношении она явилась пионером, так как ранее подобные методы применялись вообще очень мало и только к лесам, для болот же не были известны даже дешифровочные признаки.

В вышеперечисленных работах уже наметился и характерный для Е. А. широкий ландшафтный подход к пониманию процессов образования и развития болотных массивов. Однако более четкую и целостную разработку этот принцип получил в годы Великой Отечественной войны, во время которой Е. А. оставалась в блокированном Ленинграде и работала в Ботаническом институте АН СССР. Группа болотоведов под руководством Е. А. Галкиной обслуживала в эти годы запросы фронта.

Проведенная в военные годы дальнейшая разработка методики дешифрирования болотных аэроснимков нашла свое отражение в ряде работ, опубликованных в 1942—1946 гг. Среди них особенно следует отметить статью «Болотные ландшафты и принципы их классификации» (1946), ставшую одной из классических работ советского болотоведения. Здесь была четко развернута идея закономерного распределения различных по своим природным особенностям элементов ландшафта на всем болотном массиве как едином целом и были указаны основные таксономические единицы болот-

ных ландшафтов; при этом подчеркивалась узловая роль мезоландшафта (болотного массива, развивающегося в одной впадине) как единицы, способной к саморазвитию на основе своих внутренних закономерностей. Была дана первая классификация мезоландшафтов, основанная на их динамике, с выделением трех основных типов развития (центрально-олиготрофного, периферически-олиготрофного и смешанного), и проанализированы причины этих различий в развитии на основе представления о взаимосвязях между формой ложа болота, водным режимом, развитием растительности, ходом разложения остатков и накопления торфа. Было предложено также разделение микроландшафтов на простые, пятнистые, мозаичные и комплексные.

В дальнейшем Е. А. развивала и дополняла эти идеи на все более обширном материале. С 1941 г. она начала работать в тесном контакте с болотоведами-гидрологами сотрудниками Гидрометслужбы, а впоследствии Государственного гидрологического института. Это дало ей возможность еще глубже изучить гидрологические факторы болотного процесса и более детально осветить взаимосвязи в ходе образования и развития болот. В последующих работах («Сфагновые болота», 1950; «Пути использования аэрофотосъемки в болотоведении», 1953, и др.) Е. А. дала более детальную характеристику рельефа поверхности болотных массивов и его изменения в ходе развития и связи типа развития болота с рельефом местности. В следующей обобщающей работе «Болотные ландшафты лесной зоны» (1955) она уже представила в развернутом виде свою известную классификацию болотных ландшафтов — разделение на мезоландшафты замкнутых впадин, сточных котловин, проточных котловин, логов, пологих склонов, подножий склонов и т. д.

В написанной Е. А. Галкиной главе «Сфагновые болота» второго тома «Растительного покрова СССР» (1956) дано более детальное подразделение стадий рельефа, которые проходит развивающееся болото. Эта работа представляет собой прекрасный очерк сфагновых болот СССР. Особенно следует отметить характеристику основных видов сфагнов — их распространение, экологию, средообразующее значение и, что особенно важно, фитоценотическую роль, в частности, их связь с определенными видами высших растений-спутников.

Еще более законченную в деталях картину Е. А. дает в работе «Болотные ландшафты Карелии» (1959). Типы болотных массивов выделены здесь по характеру болотной впадины, типу водного потока (радиально расходящийся, равномерно-параллельный, криволинейно сходящийся и т. п.) и ходу развития болота; при этом изменения всех признаков в процессе развития каждого типа болотного массива описаны по фазам и стадиям и иллюстрированы схемами (понятия фазы и стадии введены здесь автором в ходе дальнейшей разработки представления о болотном массиве как динамическом явлении).

В последующих работах («Применение аэрометодов при изучении структуры элементов географического ландшафта [на примере болотных ландшафтов]», 1961; «Особенности картирования растительного покрова болотных массивов [с применением материалов аэрофотосъемки]», 1962; «О геоморфологической классификации болот», 1964, и др.) Е. А. еще более выпукло формулирует представление о болотном массиве как образовании, состоящем из растительного покрова, отлагаемого им торфа и воды, и более четко проводит мысль о наличии зависимости: форма болотной впадины → → форма водного потока → смена фаций на всем пространстве болотного массива.

Е. А. внесла существенный вклад и в развитие методов картирования болот. Она неоднократно участвовала в составлении многих геоботанических карт, где выполняла раздел «болота». От карты к карте Е. А. совершенствовала легенду болот, пропагандируя изображение болот как определенных ландшафтных единиц согласно своей типологической болотной классификации. Под ее руководством были составлены крупномасштабные карты растительности болот для большей части территории Карелии.

Даже из этого краткого очерка, отнюдь не охватывающего всех сторон научной деятельности Е. А., видно, что она представляет собой пример ученого, все работы которого проникнуты определенным комплексом идей и поэтому несут печать собственного своеобразного направления. Ландшафтно-географический подход — не новость в болотоведении, тем более советском, однако Галкина является не только неутомимым пропагандистом этого подхода, особенно много сделавшим для его развития, но и создателем ряда оригинальных концепций, автором наиболее популярной у нас в настоящее время классификации болотных массивов и зачинателем разработки методических основ применения к изучению болот аэрофотосъемки.

Одной из характерных сторон деятельности Екатерины Алексеевны является ее умение создать и организовать коллектив для разработки той или иной проблемы. Так, начиная работать над составлением кадастра болот Карелии, пригодных для сельскохозяйственного использования, Е. А. привлекла к этой работе группу молодых специалистов, окончивших Петрозаводский и Ленинградский университеты, а также студентов бывшего Московского торфяного института. Многие из этой группы впоследствии прошли курс аспирантуры под ее руководством и защитили кандидатскую диссертацию. Этой группой молодых специалистов была проведена огромная работа по изучению болот Карелии на основе аэроназемного ландшафтного метода, разработанного Екатериной Алексеевной. И по сей день болотоведы, начавшие работать в те годы в Карелии, изучая болота многих районов страны, твердо придерживаются принципов «галкинской школы». А сколько у Е. А. учеников из различных производственных организаций: Главторффонда, Гипролестранса, Гидроэнергопроекта, геологических и других учреждений, где она читала лекции о природе болот и методах их изучения

Деятельность Е. А. всегда была тесно связана с запросами практики: это и проблемы учета торфяного фонда Карелии, и вопросы дорожного строительства на болотах, и составление различного рода карт, и многие другие вопросы.

Признание значения работ Е. А. нашло отражение в многочисленных грамотах (Президиума АН СССР, Президиума Верховного Совета Карельской АССР, Исполкома Левгорсовета и др.), а также в награждении ее орденами и медалями (орденами «Знак почета» и Трудового Красного Знамени, медалями «За оборону Ленинграда» и др.). В 1949 г. за разработку нового метода изучения торфяных массивов Е. А. была удостоена звания лауреата государственной премии 3-й степени.

В настоящее время Е. А., как всегда, полна сил и энергии и по-прежнему ведет большую работу по воспитанию кадров болотоведов. Она состоит членом Всесоюзного ботанического общества (с 1936 г.) и членом Президиума комиссии аэросъемки и фотограмметрии Географического общества СССР, часто выступает с докладами, редактирует сборники, организует различные совещания и т. п. В последние годы Е. А. выезжала на полевые работы на Дальний Восток, Кольский полуостров, в Прибалтику, участвуя в выполнении ряда тем Лаборатории аэрометодов Министерства геологии РСФСР.

Как видно из опубликованного ниже списка работ Е. А., творческая деятельность ее не ослабла с годами. По-прежнему живая, энергичная, с большим интересом берущаяся за выполнение новых задач науки, Е. А. служит для всех, кто ее знает, примером настоящего ученого.

СПИСОК ОПУБЛИКОВАННЫХ РАБОТ Е. А. ГАЛКИНОЙ

1932

Геоботаническая карта европейской части СССР, м. 1 : 1 050 000, лист 7. (Под ред. Н. И. Кузнецова, сост. А. П. Шенников, Ю. Д. Цинзерлинг, при участии М. Н. Аврамчика, Е. Г. Боброва и др.).

1934

Растительность. I, II листы. Геоботанические районы Ленинградской области, м. 1 : 1 000 000. В кн.: Атлас Ленинградской области и Карельской АССР. (Совместно с Ю. Д. Цинзерлингом и Л. А. Соколовой).

Растительность. III лист. Геоботанические районы Карельской АССР и Мурманского округа Ленинградской области, м. 1 : 2 000 000. В кн.: Атлас Ленинградской области и Карельской АССР. (Совместно с Ю. Д. Цинзерлингом и Л. А. Соколовой).

1935

В Хибинских горах. В сб.: Экспедиции АН СССР. 1934 : 58—64. (Совместно с О. С. Полянской).

Особенности монтажа ботанических объектов в музее. Сов. бот., 4 : 85—89.

1936

Культуртехнические выводы из геоботанического описания болотного массива «1007 км» у ст. Лоухи (Карелия). Тр. БИН АН СССР, сер. III, Геоботаника, 3 : 232—240.

О роли геоботанических исследований при сельскохозяйственном освоении болот. Сов. бот., 4 : 24—30.

Типы болот Тунгудского района Автономной Карельской ССР. Тр. БИН АН СССР, сер. III. Геоботаника, 3 : 307—343.

1937

Аэровизуальные признаки болот в Карелии. В кн.: Применение самолета при геоботанических исследованиях. Изд. АН СССР, М.—Л.: 65—73.

В поисках новых земель для сельскохозяйственного освоения. В кн.: Экспедиции АН СССР 1935 г. Изд. АН СССР, М.—Л. (Совместно с Ю. Д. Цинзерлингом и А. В. Калининой).

Применение самолета при детальном изучении болот. В кн.: Применение самолета при геоботанических исследованиях. Изд. АН СССР, М.—Л. : 105—123.

1938

Исследование болот Карелии, пути их развития и сельскохозяйственного использования на примере Уросозерского болотного массива. Сов. бот., 3 : 131—132.

Методика исследования растительности болот. В кн.: Методика полевых геоботанических исследований. Изд. АН СССР, М.—Л.: 115—142. (Совместно с Г. И. Ануфриевым, И. Д. Богдановской-Гиенэф, Ю. Д. Цинзерлингом).

1939

Подразделения болотной растительности Средней Карелии и их значение для разработки научных основ освоения болот. Сов. бот., 4 : 76—94.

1942

Использование материалов аэрофотосъемки для выявления свойств болотных массивов. В кн.: Материалы по дешифрированию аэроснимков. Изд. АН СССР, Свердловск : 17—27.

1943

Торф и торфяной очес. В кн.: Памятка коннику по применению местных кормов зимою. Изд. БИН АН СССР, Л. : 20—22. (Совместно с Л. И. Савич-Любицкой).

1944

Определение свойств болотных массивов по аэрофотоснимкам (применительно к лесной зоне европейской части СССР). М. : 1—50.

1945

Болота Ленинградской области и Карелии и их технические свойства. В кн.: Рефераты работ Отд. биолог. наук АН СССР за 1941—1943 гг. Изд. АН СССР, М.—Л. : 44. (Совместно с Н. П. Головиным).

Болотные ландшафты и принципы их классификации. В кн.: Рефераты работ учр. Отд. биолог. наук АН СССР за 1941—1943 гг. Изд. АН СССР, М.—Л. : 43—44.

К методике составления болотных карт. В кн.: Рефераты н.-иссл. работ за 1944 г. Отд. биолог. наук АН СССР, Изд. АН СССР, М.—Л. : 11.

Методика дешифрирования аэрофотоснимков с болотных массивов на примере лесной зоны. В кн.: Рефераты работ Отд. биолог. наук АН СССР за 1941—1943 гг. Изд. АН СССР, М.—Л. : 44—46.

1946

Болотные ландшафты и принципы их классификации. В кн.: Сборник научных работ Бот. инст. им. В. Л. Комарова АН СССР, выполненных в Ленинграде за три года Великой Отечественной войны (1941—1943). Изд. АН СССР, М.—Л. : 139—156.

1947

Обзорная типологическая картосхема болотных массивов Ленинградской области (в границах 1942 г., м. 1 : 500 000). В кн.: Рефераты н.-иссл. работ за 1945 г. Отд. биолог. наук АН СССР, Изд. АН СССР, М.—Л.: 12—13. (Совместно с Е. А. Романовой).

Применение аэросъемки в торфяном деле. Торфян. промышл., 1, М.—Л. : 20—23. (Совместно с Я. Я. Великиным).

Применение аэросъемки при исследовании болотных массивов. В кн.: Тезисы докладов по секции физ. географии. II Всес. геогр. съезд : 120—121.

Применение материалов аэросъемки для гидрографического изучения болот. В кн.: Рефераты н.-иссл. работ за 1945 г. Отд. биолог. наук АН СССР. Изд. АН СССР, М.—Л. : 13. (Совместно с С. Г. Гилевым, Н. П. Головиным и К. Е. Ивановым).

1948

Карта растительности европейской части СССР, м. 1 : 2 500 000. (Под ред. Е. М. Лавренко и В. Б. Сочава, при участии А. М. Семеновой-Тян-Шанской, В. Н. Андреева и др.).

Применение аэросъемки при изучении болотных массивов. Тр. II Всес геогр. съезда, 2 : 443—449.

1949

Болота Карело-Финской ССР и их изучение. Тр. 1-й сессии Карело-Финск. унив., III, Петрозаводск.

Применение аэрофотосъемки при гидрографическом дешифрировании болот. Тр. Гос. гидролог. инст., 13 (67) : 5—25. (Совместно с С. Г. Гилёвым, К. Е. Ивановым и Е. А. Романовой).

1950

Сфагновые болота. В кн.: Пояснит. текст к карте растительности европейской части СССР. Изд. АН СССР, М.—Л. : 231—239.

1951

Выбор и исследование болотных массивов-ключей в целях составления кадастра болот. Тез. докл. научн. сессии Карело-Финск. фил. АН СССР. Петрозаводск : 1—4.

1953

Пути использования аэрофотосъемки в болотоведении. Бот. журн., 38, 6 : 893—900.

1955

Болотные ландшафты Карело-Финской ССР и принципы их классификации. Тез. докл. научн. сессии Карело-Финск. фил. АН СССР. Петрозаводск : 1—4.

Болотные ландшафты лесной зоны. Геогр. сб., 7, Изд. АН ССР, М.—Л. : 75—84.

О типах лесных болотных ландшафтов. Тр. Инст. леса АН СССР, 31 : 149—156.

1956

Использование аэросъемки для составления междуведомственных ландшафтно-геоботанических карт. Реф. докл. Всес. междуведомств. совещ. по аэросъемке, Изд. АН СССР, М.—Л. : 53—57.

Использование контурных ландшафтно-геоботанических карт болотных массивов Карело-Финской ССР при проектировании дорожных сооружений. Тез. докл. научн. сессии, посвящ. 10-летию деятельности Карело-Финск. фил. АН ССР, Петрозаводск : 1—4.

Сфагновые болота. В кн.: Растительный покров СССР, 2, Изд. АН СССР, М.—Л. : 553—572.

1959

Болотные ландшафты Карелии и принципы их классификации. В сб.: Торфяные болота Карелии. Тр. Карельск. фил. АН СССР, 15 : 3—48.

Влияние природных свойств болотных массивов на строительство и эксплуатацию лесовозных дорог. Тр. Инст. леса АН СССР, 49 : 39—44.

Использование аэрофотосъемки для составления междуведомственных ландшафтно-геоботанических болотных карт. Тр. Лабор. аэрометодов, 7, Л. : 284—292.

Применение аэрометодов при изучении структуры ландшафтов (на примере болотных ландшафтов). Тез. докл. на совещ. по применению аэрометодов в ландшафтн. исследованиях, II, Л. : 12—14.

1960

Применение аэрометодов при картировании растительного покрова болотных массивов. В кн.: Картография растительного покрова. Тез. докл. на совещ. по вопр. картографии растительности. Изд. АН СССР. М.—Л. : 97—100.

1961

Применение аэрометодов при изучении структуры элементов географического ландшафта (на примере болотных ландшафтов). В кн.: Применение аэрометодов в ландшафтных исследованиях. Изд. АН СССР. М.—Л. : 84—104.

1962

Особенности картирования растительного покрова болотных массивов (с применением материалов аэрофотосъемки). В кн.: Принципы и методы геоботанического картографирования. Изд. АН СССР, М.—Л. : 121—130.

Применение аэрофотосъемки для выявления торфяных ресурсов. В кн.: Аэрометоды изучения природных ресурсов. Географгиз, М. : 277—281.

1963

Болота. В кн.: Полезные и вредные растения Ленинградской области. Лениздат: 20—32.

Черты сходства и отличия между классификацией торфяных месторождений и классификацией болотных урочищ. В сб.: Докл. совещ. по геоботанич. иссл. болот Северо-Запада СССР. Уч. зап. Тартуск. гос. унив., 145, Тр. по ботанике, 7 : 35—46.

1964

Методы использования аэрофотоснимков для типизации и картирования болотных массивов. В сб.: Болота и заболоченные земли Карелии. Уч. зап. Петрозаводск. гос. унив., 12, 2 : 5—24.

О геоморфологической классификации болот. В сб.: Болота и заболоченные земли Карелии. Там же, 12, 2 : 106—113.

1965

Дешифрирование болотных массивов. В кн.: Применение аэросъемки в лесоинженерном деле. Изд. «Лесная промышленность», М. : 168—180.

О границах биогеоценоза (на примере растительности болот). В кн.: Проблемы современной ботаники, 1, Изд. «Наука», М.—Л. : 258—262.

По поводу строительной классификации болот. В кн.: Вопросы сооружения и эксплуатации насыпей на болотах. Изд. «Транспорт», М. : 145—146.

1966

Значение аэрофотосъемки для установления болотных стратиграфических единиц. Докл. Комиссии аэрофотосъемки и фотограмметрии, 2, Изд. Геогр. общ. СССР, Л. : 87—97.

К вопросу определения относительных мощностей торфа по аэроснимкам. Там же, 2. (Совместно с В. Н. Кирюшкиным и П. П. Стариченковым). Л. : 105—114.

Методы использования аэроснимков для изучения болотных массивов. В кн.: Теория и практика дешифрирования аэроснимков. Изд. «Наука», М.—Л. : 109—118.

1967

Использование аэроснимков для установления закономерностей распределения болотных урочищ (различных классов и групп типов) по территории лесной зоны СССР. В кн.: Аэросъемка и ее применение. Изд. «Наука», М.—Л. : 329—336.

К вопросу о географических (региональных) типах болотных массивов. В кн.: Природа болот и методы их исследования. Изд. «Наука» : 6—11.

Макет перфокарты аэрофотографических изображений болотных массивов. Докл. Комиссии аэрофотосъемки и фотограмметрии, 5. Изд. Геогр. общ. СССР, Л. (Совместно с В. Н. Кирюшкиным).

Применение аэрометодов в исследовании болот и дальнейшие пути их усовершенствования. Там же, 4 : 48—65.

Спектральные особенности болотных образований. В кн.: Природа болот и методы их исследования : 244—247. (Совместно с К. Е. Мелешко и А. К. Монаховым).

А. А. Ниценко и *М. С. Боч.*

Ленинградский государственный университет
и
Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР.
Ленинград.

(Получено 20 X 1967).

УДК 92 (474 3)

ПАМЯТИ П. М. ГАЛЕНИЕКА

E. K. VIMBA. TO THE MEMORY OF P. M. GALENIEKS

15 мая 1962 г. после продолжительной и тяжелой болезни скончался доктор биологических наук, профессор биологического факультета Латвийского университета Паул Матисович Галениек (Pauls Galenieks).

П. М. — известный латышский ботаник, целиком посвятивший свою жизнь науке и воспитанию молодежи. Он был также прекрасным популяризатором науки, хорошо известным массам народа.

П. М. родился 23 февраля 1891 г. в Латвийской ССР в бывшей волости Лиелезере на хуторе Бирзес. Среднее образование получил в Елгаве и Риге, а затем изучал ботанику в Рижском политехническом институте. Его учителем был известный миколог профессор Ф. Бухгольц.

Во время первой мировой войны П. М. эвакуировался в Россию, где в 1918 г. завершил свое образование. Начиная с 1918 г. он работал агрономом в Сибири, а в 1920 и 1921 гг. руководил экспедициями по исследованию лекарственных растений на Алтае.

В конце 1921 г. П. М. возвратился в Латвию и начал работать ассистентом факультета естествознания и математики Латвийского университета. С 1922 г. он принимал активное участие в организации Ботанического сада университета. Там были посеяны и семена многих растений, собранных им на Алтае. В 1925 г. П. М. получает права приват-доцента.

В 20-х и 30-х годах П. М. много путешествовал и совершенствовал свои знания в области флористики и палеоботаники в Швеции, Финляндии, Австрии, Швейцарии, Германии. В это же время он начал исследования по истории флоры Латвии. Он опубликовал много статей и научных сообщений по этому вопросу. П. М. занимался также изучением флоры и растительности Латвии, обращая особое внимание на мхи.

В 1936 г. П. М. защитил докторскую диссертацию на тему «Розы Латвии».

В 1939 г. была основана Елгавская сельскохозяйственная академия; П. М. был выбран доцентом, а затем профессором этого высшего учебного заведения. После восстановления Советской власти в Латвии в 1940 г. П. М. становится ректором этой академии. Он был выбран депутатом Верховного Совета Латвийской ССР и депутатом Верховного Совета СССР. В начале Великой Отечественной войны П. М. не успел эвакуироваться и во время немецкой оккупации был заключен в Саласпилский концентрационный лагерь, а потом жил под надзором полиции в Балдоне.

Осенью 1944 г. после освобождения Риги П. М. вернулся в Ригу и снова приступил к работе на биологическом факультете университета. С 1944 по 1950 г. П. М. был деканом факультета, а с 1944 по 1960 г. заведовал кафедрой ботаники.

В советское время особенно широко развернулась научная деятельность П. М. В 1952 г. он организовал Латвийское отделение Всесоюзного ботанического общества, председателем которого являлся почти до самой смерти. В университете П. М. руководил научной работой преподавателей и студентов. Под его руководством сформировался научный коллектив, составивший первую флору высших растений Латвии на латышском языке. П. М. редактировал все 4 тома этого издания и сам обработал для него несколько родов и семейств. В это же время П. М. составил «Ботанический словарь», написал учебник «Систематика растений» для студентов университета и сельскохозяйственной академии, перевел на латышский язык труд Чарлза Дарвина «Происхождение видов».

Ученики и товарищи по работе помнят П. М. как выдающегося педагога с обширными, энциклопедическими знаниями не только в биологических науках, но и в лингвистике, астрономии, истории, что делало его лекции особенно интересными и увлекательными.

П. М. принимал активное участие в работе общества «Знание», а также в работе комиссии по терминологии. Долгие годы П. М. был членом ученого совета университета. Наряду с работой в университете он заведовал кафедрой ботаники в Латвийской сельскохозяйственной академии.

Многообразной была общественная деятельность П. М. В 1959 г. ему было присуждено почетное звание заслуженного деятеля науки Латвийской ССР.

С кончиной П. М. наша республика потеряла выдающегося ученого и прекрасного педагога.

СПИСОК ОПУБЛИКОВАННЫХ РАБОТ П. М. ГАЛЕНИЕКА

1923

Zemes dzīve. Ievads zemes biologijā. Rīgā. (Жизнь земли. Введение в биологию земли. Рига, 57 стр.).

1924

Mūsu floras geologiskā pagātne. Daba, 3 : 1—11, (Геологическое прошлое нашей флоры. Даба).

Botānika. Rīgā. (Ботаника. Учебник для средней школы. 1-е изд. Рига).

1925

Botānika. Rīgā. (Ботаника. Учебник для средней школы. 2-е изд. Рига).

Interglacialie nogulumi Lavijā. Daba. 6 : 179—185. (Интергляциальные отложения в Латвии. Даба).

Interglaciāls kūdras slānis pie Dēseles Lejniekiem Kurzemē. Latv. Univ. raksti, XII : 565—580. (Интергляциальный слой торфа в Десельских Лейниеках в Курземе. Тр. Латв. унив.).[1]

Augu atliekas Bates sengultnes nogulumos. Latv. Univ raksti, XII : 581—590. (Растительные остатки в отложениях древнего русла реки Бате. Тр. Латв. унив.).

1926

La flore des depots interglaciaires de la Lettonie. Compt. Rend. Seances soc. biol., 94, 9.

Jauni pētījmui par Tetelmindes fosilo floru. Latv. Univ. Bot. darza raksti, I, 1 : 7—12. (Новые исследования ископаемой флоры Тетельминде. Тр. Бот. сада Латв. унив.).[2] (Резюме на англ. яз.).

Interglacials slānis pie Kraslavas. Latv. Univ. Bot. dārza raksti, I, 1 : 66—67. (Интергляциальный слой у Краславы. Тр. Бот. сада Латв. унив.). (Резюме на англ. яз.).

The interglacial flora of Kraslava. Latv. Univ. Bot. dārza raksti, 1, 3 : 179—194. (Тр. Бот. сада Латв. унив.).

1928

Burried peat deposits in the plain of the lower course of the Venta. Latv. Univ. Bot. dārza raksti, III, 2/3 : 77—99. (Тр. Бот. сада Латв. унив.).

1929

Botānika. Rīgā. (Ботаника. Учебник для средней школы. 3-е изд. Рига).

[1] Acta Universitatis Latviensis.
[2] Acta Horti Botanici Universitatis Latviensis.

1930

Remains of burried oak forest at the town of Daugavpils. Latv. Univ. Bot. dārza raksti, V, 1/3 : 61—74. (Тр. Бот сада. Латв. унив.).

1936

Latvijas floras vēsture. В сб.: Latvijas zeme, daba un tauta, II, Daba : 3—33. (История флоры Латвии. В сб.: Земля, природа. народ Латвии, т. 2. Природа : 3—33 (На латв. яз.).

1937

Botānika. Rīgā. (Ботаника. Учебник для средней школы. 4-е изд. Рига).

1940

Daba un mēs. Omegars. Rīgā. (Природа и мы [под псевдонимом Омегар]. Рига)

1945

Botānika. Rīgā. (Ботаника. Учебник для средней школы. 5-е изд. Рига).

1947

Skujkoku aklimatizācijas panākumi Latvijas PS Republikā. Latv. PSR ZA vēstis 4 : 56—72. (Итоги работ по акклиматизации хвойных деревьев в Латвийской ССР) Изд. АН Латв. ССР, 4 : 56—72. (На латв. яз., резюме на русск. яз).

1948

Augu sistemātika. Rīgā. (Систематика растений. Учебник для университета. На латв. яз. Рига).

1950

Botāniskā vardnīca. Riga. (Ботанический словарь. Латышско-латинско-русский, русско-латышско-латинский. Рига).

1953

Обработка сем. *Gramineae* и *Cyperaceae*. Флора Латвийской ССР. (Latvijas PSR flora), I. (На латв. яз., резюме на русск. яз. Рига).

1955

Обработка сем. *Salicaceae*, *Nymphaeaceae*, *Ceratophyllaceae* и *Resedaceae*. Флора Латвийской ССР, II. (На латв. языке, резюме на русск. яз. Рига).

1957

Обработка сем. *Droseraceae*, *Crassulaceae*, *Tropaeoloceae*, рода *Rosa* и таблицы для определения семейств порядка *Myrtales*.

Флора Латвийской ССР, III. (На латв. яз., резюме на русск. яз. Рига).

1959

Обработка сем. *Pyrolaceae*, *Ericaceae*, *Boraginaceae* и части сем. *Compositae*. Флора Латвийской ССР, IV. (На латв. яз.. резюме на русск. яз. Рига).

1960

Augu sistemātika. Rīgā. (Систематика растений. 2-е изд. Рига).

Э. К. Винг

Латвийский государственный университет, Рига.

(Получено 2 IV 1967).

БОТАНИЧЕСКИЕ УЧРЕЖДЕНИЯ СССР К 50-ЛЕТИЮ СОВЕТСКОГО ГОСУДАРСТВА

УДК 066.16 : 93 99 : 58/.001.5 : 006.12 001.2 (4.6)

И. Д. Юркевич и Е. А. Круганова

ИНСТИТУТ ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОЙ БОТАНИКИ АКАДЕМИИ НАУК БЕЛОРУССКОЙ ССР

Исторический очерк

I. D. YURKEVICH AND E. A. KRUGANOVA. INSTITUTE OF EXPERIMENTAL BOTANY OF THE ACADEMY OF SCIENCES OF THE BYELORUSSIAN S. S. R.

До Великой Октябрьской Социалистической революции в Белоруссии не было ни одного высшего учебного заведения. Незадолго до революции были открыты две опытные станции (Минская и Беняконская) и Могилевская станция лекарственных растений, где работало 10—12 специалистов. Горецкий сельскохозяйственный институт, основанный в 1848 г., с 1865 г. был закрыт в связи с революционными выступлениями студентов.

Поэтому естественно стремление правительства Белорусской республики и народа, получившего свою государственность, организовать крупный очаг белорусской культуры.

В 1921 г., вскоре после ликвидации белопольской оккупации, было принято решение Наркомпроса БССР об организации Института белорусской культуры (Инбелкульт). Но тяжелые условия послевоенной разрухи задержали начало его организации до 1922 г. Инбелкульт начал свою работу, организовав две секции — гуманитарную и природоведческую. В феврале 1926 г. Инбелкульт был выделен из состава Наркомпроса БССР и реорганизован в государственное научно-исследовательское учреждение при Совнаркоме БССР.

Структура Инбелкульта менялась, однако всегда в его системе были отделы, которые ставили своей задачей изучение растительного мира республики. Комиссия по изучению производительных сил, ботаническая подсекция, а потом кафедра ботаники (заведующий В. В. Адамов) занимались изучением флоры и растительности республики.

С 1923 по 1928 г. были проведены маршрутные геоботанические исследования по территории Белоруссии (в административных границах того времени). В исследованиях участвовали В. В. Адамов и Н. А. Збитковский, а с 1927 г. — В. А. Михайловская. Большую помощь в этой работе оказывали сотрудники Ботанического института АН СССР (БИН) О. С. Полянская, Н. М. Савич, М. А. Пряхин. Общее руководство осуществлял крупный ботаник Н. И. Кузнецов. Материалы этих исследований положены в основу районирования БССР (О. С. Полянская), опубликовано много ценных геоботанических работ (О. С. Полянская, Н. М. Савич, М. А. Пряхин, В. В. Адамов). Собранный гербарий в дальнейшем послужил основой для составления «Флоры БССР».

В 1929 г. была основана Белорусская академия наук. В ее структуре были институты, отделы и кафедры, в том числе и кафедра ботаники (заведующий кафедрой М. Н. Гончарик). В 1931 г. в составе Академии наук был организован Институт биологических наук (директор П. А. Мавридиапи. заместитель директора М. Н. Гончарик) с пятью секторами: 1) зоологии (морфология, систематика, экология и зоологический музей); 2) ботаники (морфология, систематика, физиология растений, ботаника, с Ботаническим садом), 3) физиологии животных, 4) общей биологии и гидробиологии.

В 1933 г. на основании решения Президиума АН БССР Ботанический сад был выделен из Института биологических наук в качестве самостоятельной единицы при Президиуме для реорганизации в Ботанический научно-исследовательский институт. Директором Сада был назначен С. П. Мельник. В Ботаническом саду начинается подготовка «Флоры БССР» (С. П. Мельник, Е. И. Проскоряков, И. Г. Васильков, Б. А. Федченко [Ленинград, БИН] и др.), изучаются споровые растения (М. П. Томин), выявляются и апробируются цветковые растения для создания живых коллекций (И. Г. Васильков), организуется гербарий растений Белоруссии (Е. И. Проскоряков, Л. М. Балковец. Е. И. Иванова). Ведется работа по созданию коллекций древесных растений, проводятся исследования в области дендрологии (А. И. Чернецков, Н. И. Купчинов, Н. Д. Нестерович) и помологии (А. И. Красник). В отделе, носящем

название «Экспериментальный», исследуется влияние грибной инфекции на физиологические процессы у древесных растений (В. Ф. Купревич).

К 1940—1941 гг. Сад имел следующие отделы: 1) отдел флоры и гербарий 2) травянистой растительности, 3) древесных и кустарниковых растений, 4) помологии 5) интродукции (растительные коллекции открытого и закрытого грунта).

Таким образом, ботанические исследования и основные научные силы ботаников были сконцентрированы в Ботаническом саду (директор С. П. Мельник). С 1934 г. 1941 г. здесь работали С. П. Мельник, М. Н. Томин, Н. Г. Васильков, Е. И. Прохоряков, Н. Д. Нестерович, А. П. Пидопличко, Е. В. Иванова, А. И. Красник, Н. И. Чекалинская. Велась большая работа по созданию коллекций открытого и закрытого грунта, по выявлению ценных растений и экзотов на территории республики. Пополнялся гербарий местных растений и готовились материалы для «Флоры БССР». В довоенный период Ботаническим садом были изданы следующие работы: 2 тома «Определителя лишайников БССР» (М. П. Томин), «Деревья и кустарники для зеленого строительства в БССР» (под редакцией С. Я. Соколова и Н. Д. Нестеровича), «Определитель мхов БССР» (А. С. Лазаренко). Были подготовлены материалы для первого, второго и частично для третьего тома «Флоры БССР».

Институт биологических наук проводил исследования в области фитопатологии, энтомологии, микробиологии, физиологии растений, имея следующую структуру: отдел охраны природы с лабораториями: 1) фитопатологии, 2) энтомологии, 3) инсектофунгисидов (проектировалась его организация), 4) микробиологии; самостоятельные лаборатории: 1) селекции сельскохозяйственных растений, 2) физиологии растений, 3) гельминтологии, 4) по борьбе с домовым грибком, 5) зоологии с зоологическим музеем. Работа лабораторий Института была направлена и на решение вопросов практического характера. Институтом руководили П. А. Мавридиани, М. Н. Гончарик, Н. М. Кулагин, Н. А. Дорожкин и А. А. Езубчик.

В период немецкой оккупации сад был разрушен и научная работа не велась. Материалы и рукописи, подготовленные к публикации, почти все погибли. Работа Института биологических наук также была прекращена.

В 1944 г., после освобождения Минска от немецкой оккупации, Ботанический сад возобновил работу. Научные сотрудники сада и весь коллектив принялись за его восстановление, за работу по сохранению и обогащению коллекций открытого и закрытого грунта (Н. Д. Нестерович, А. С. Мерло, П. И. Левданская, А. М. Красник, С. Д. Георгиевский и др.). Возобновляется научная работа в области дендрологии (Н. Д. Нестерович), декоративного садоводства (С. Д. Георгиевский, А. С. Мерло), помологии (А. М. Красник), физиологии растений (Т. Н. Годнев), продолжается работа по подготовке к печати «Флоры БССР» (М. П. Томин, Е. В. Иванова, А. П. Пидопличко, А. Е. Спичевская и др.).

В 1947—1948 гг. восстанавливается Институт биологических наук, сначала под названием Института ботаники, а потом Института биологии; в него включаются научные отделы Ботанического сада. Сад же становится отделом Института; кроме того, из Института социалистического сельского хозяйства передается отдел зоологии (заведующий И. Н. Сержанин).

Научно-исследовательская работа Сада и Института биологии тесно переплелись. одновременно Сад служил экспериментальной базой Института. В послевоенный период до 1953 г. Институт биологии возглавляли Г. Ф. Железнов (1947 г.), Н. А. Дорожкин (1948-1952 гг.), Н. Д. Нестерович (1952-1953 гг.), а с 1953 г. Н. В. Турбин.

К 1953 г. в Институте биологии сложилась следующая структура: 1) отдел флоры и гербарий (М. П. Томин). отдел физиологии и биохимии растений (В. М. Терентьев, в том же отделе работал и Т. Н. Годнев), отдел низших растений (В. Ф. Купревич), отдел древесных растений (Н. Д. Нестерович), отдел интродукции травянистых растений (А. В. Мироненко), отдел плодовых и декоративных растений (С. Д. Георгиевский), отдел зоологии (И. Н. Сержанин), отдел генетики (Н. В. Турбин), Ботанический сад (И. Н. Рахтеенко).

В течение 1957—1958 гг. ряд отделов из состава Института биологии был выделен в качестве самостоятельных научно-исследовательских единиц. Так, в 1957 г. выделился Ботанический сад (директор Н. В. Смольский), в 1958 г. — отдел низших растений, отдел зоологии и вновь организованная лаборатория биофизики и изотопов (А. А. Шлык). В Институте создаются новые отделы: в 1956 г. — отдел геоботаники (И. Д. Юркевич), в 1958 г. — отдел химической регуляции роста и развития растений (С. М. Маштаков), отдел экологии растений (И. И. Рахтеенко), куда перешли сотрудники отдела помологии и декоративного садоводства; из состава отдела физиологии и биохимии растений выделяется лаборатория фотосинтеза и хлорофилла (Т. Н. Годнев); в 1959 г. организуется отдел биохимии растений (А. С. Вечер), в который включаются и все сотрудники отдела интродукции травянистых растений. В 1961 г. в Институте организован отдел микробиологии (Н. А. Булапов, а с 1964 г. С. А. Самцевич), в 1967 г. этот отдел выделяется в самостоятельную единицу. В 1962 г. из отдела фотосинтеза и хлорофилла была выделена лаборатория фотосинтеза (М. Н. Гончарик).

В 1963 г. отдел генетики был выделен из Института биологии в качестве самостоятельной единицы, а затем преобразован в Институт генетики и цитологии (директор Н. В. Турбин). Институт биологии был переименован в Институт экспериментальной ботаники и микробиологии, а после выделения из него отдела микробиологии — в Институт экспериментальной ботаники (директор И. Д. Юркевич в 1963—1967 гг.), а с мая 1967 г. и. о. директора М. Н. Гончарик).

В настоящее время Институт имеет 9 отделов: 1) отдел флоры и гербарий (заведующий отделом: 1944—1961 гг. — М. П. Томин, 1961—1967 гг. — В. А. Михайловская, с 1967 г. — в. и. о. заведующего Л. П. Смоляк); 2) отдел геоботаники (И. Д. Юркевич); 3) отдел древесных растений (Н. Д. Нестерович); 4) отдел экологии растений (И. Н. Рахтеенко); 5) отдел физиологии питания растений (В. М. Терентьев); 6) отдел фотосинтеза (М. Н. Гончарик); 7) отдел химической регуляции роста растений (С. М. Маштаков); 8) отдел биохимии растений (А. С. Вечер); 9) отдел белковых веществ и азотистого обмена (А. В. Мироненко).

Отдел хлорофилла (Т. Н. Годнев) в 1967 г. объединен с лабораторией биофизики и изотопов, которая является самостоятельной единицей при Президиуме АН БССР.

Научная деятельность Института

Систематическое и планомерное изучение флоры и растительности Белоруссии началось только после Октябрьской революции. Большая работа была проведена комиссией по изучению природных производительных сил республики, созданной в Инбелкульте. В этот период Белоруссия (в границах того времени) была покрыта сетью геоботанических маршрутов, что позволило собрать большой геоботанический и флористический материал. В связи с организацией Академии наук, в составе Ботанического сада, а потом Института биологии (позже — Института экспериментальной ботаники) постоянно работал отдел флоры и гербарий. Отдел проводил изучение флоры республики и накапливал коллекции. При отделе находится гербарий цветковых растений, насчитывающий более 21 тыс. гербарных листов (1472 вида); кроме белорусского имеется общий гербарий растений из разных районов Советского Союза и некоторых стран Европы и Азии.

Гербарий цветковых растений начал создаваться в 1923 г. Сборы проводились О. С. Полянской, М. П. Пряхиным. В. В. Адамовым, Н. Г. Васильковым, Н. А. Збитковским, В. С. Доктуровским, Е. В. Ивановой, В. А. Михайловской, М. Н. Аврамчиком, И. Н. Косско, М. И. Доделевой, Л. М. Балковец, И. В. Козловской, Д. Г. Гесь и Л. Г. Симонович.

Флористические материалы, собранные при геоботанических исследованиях 1923—1928 гг., дополняемые сборами сотрудников отдела, послужили основой для «Флоры БССР». В 1959 г. закончен выпуск пятитомной «Флоры БССР», которая содержит описания 1838 видов цветковых растений. Большая помощь (консультации, редактирование, непосредственное участие в подготовке к изданию «Флоры БССР») оказана сотрудниками БИНа (Б. А. Федченко, Б. К. Шишкин, С. В. Юзепчук и др.). Участие белорусских ботаников в составлении «Флоры» неизменно росло; если из белорусских ботаников соавтором первого тома был только М. П. Томин, то в подготовке второго тома кроме него принимали участие Е. В. Иванова, А. П. Пидопличко и А. Е. Спичевская, соавторами третьего тома являются М. П. Томин. Н. Д. Нестерович, Н. О. Цеттерман и В. А. Михайловская, четвертый и пятый тома написаны белорусскими ботаниками (М. П. Томин, В. А. Михайловская, Н. О. Цеттерман, И. В. Козловская. И. Н. Косско, Е. А. Круганова). Томин был также редактором четырех томов (кроме первого). Главный редактор первого, четвертого и пятого томов «Флоры БССР» — Б. К. Шишкин, второго и третьего — Н. А. Дорожкин.

В отделе имеется уникальный гербарий лишайников, насчитывающий более 1? тыс. экземпляров. Здесь представлены лишайники не только БССР, но и Финляндии, Польши, США, Канады, Чехословакии, Болгарии. Гербарий собран М. П. Томиным и его ученицами Н. В. Горбач и Н. О. Цеттерман. Подготовлен и издан ряд определителей лишайников (М. П. Томин, Н. В. Горбач).

Закончив «Флору БССР», сотрудники отдела подготовили монографию «Лекарственные растения Белоруссии» (В. А. Михайловская, Н. В. Козловская, Д. Г. Гесь, Г. Ф. Рыковский), которая под редакцией А. Ф. Гаммерман и И. Д. Юркевича вышла четырьмя изданиями (1965—1967 гг.). С 1964 г. сотрудники отдела (В. А. Михайловская, Н. В. Козловская, Г. А. Ким, Л. Г. Симонович, Г. Ф. Рыковский) изучают сорные растения БССР, планируется изучение ядовитых и вредных растений лугов и пастбищ. В отделе долгое время не было бриолога, в настоящее время готовится кандидатская диссертация по мхам (Г. Ф. Рыковский).

Отдел геоботаники начал работу в конце 1956 г. Проводятся исследования лесной, луговой и болотной растительности на биогеоценотической основе. Проведено изучение отдельных лесных формаций (сероольховых, черноольховых, еловых, осиновых), уточнялись границы ареалов ели, ольхи серой, граба, исследовалось изменение зонального распространения основных лесных формаций Белоруссии в зависимости от почвенных, климатических и фитоценотических факторов. На основе изучения закономерностей географического распространения и фитоценотического состава лесной растительности, а также условий ее произрастания было проведено районирование растительности республики с выделением геоботанических подзон и лесорастительных районов (И. Д. Юркевич, В. С. Гельтман).

Изучены эколого-биологические особенности местных популяций ценных луговых растений (Е. А. Круганова). Проведено геоботаническое изучение лугов бассейна р. Немана, сделан эколого-фитоценотический анализ луговой растительности в пойме р. Днепра (И. Д. Юркевич, Е. А. Круганова, Н. А. Буртыс), обследованы луга в пойме р. Горыни (Г. А. Ким). Изучалась реакция лугового фитоценоза на воздействие гербицидами и разработана шкала чувствительности луговых растений к гербицидам

(И. Д. Юркевич, Е. А. Круганова). Разрабатывается районирование луговой растительности БССР (Е. А. Круганова).

Много внимания уделено изучению естественного возобновления леса на мелиорированных площадях. Разработана мелиоративная классификация болотных лесов, составлены рекомендации по нормам осушения, по таксации болотных лесов, установлены принципы их мелиорации, учтена экономическая эффективность различных мероприятий. Результаты исследований обобщены в докторской диссертации «Биологические основы мелиорации лесов Белоруссии» (Л. П. Смоляк).

В 1967 г. отдел геоботаники под руководством И. Д. Юркевича закончил работу по составлению карты растительности республики в новом масштабе (И. Д. Юркевич, Д. С. Голод, В. С. Гельтман, В. С. Адерихо, Н. Ф. Ловчий, Е. А. Круганова, Н. А. Буртыс, Н. И. Петручук, Л. П. Смоляк, П. Я. Петровский, Е. Г. Петров, Э. П. Ярошевич и др.). Составление карты позволит уточнить районирование растительности Белоруссии, полнее учесть ее растительные ресурсы и рационализировать их использование.

Работа отдела древесных растений (старейшего отдела в Институте), бессменным руководителем которого является Н. Д. Нестерович, долгие годы тесно переплеталась с работой Ботанического сада по накоплению ценных и редких коллекций древесных растений, их акклиматизации и использованию в зеленом строительстве и лесном хозяйстве Белоруссии (Н. Д. Нестерович, П. Ф. Лысоконь, А. В. Пономарева, А. Ф. Иванов, Н. И. Чекалинская). Многолетнее изучение интродуцированных растений показало, что наиболее успешно идет акклиматизация при выращивании их из семян. В результате посевов определены точки ареалов, из которых следует брать растения для наиболее успешной акклиматизации в БССР. Изучено плодоношение интродуцированных древесных пород в условиях Белоруссии (Н. Д. Нестерович). Разработано районирование республики для целей интродукции и определен видовой состав растений для каждого района (Н. Д. Нестерович). Результаты работы отдела по интродукции обобщены в трехтомной монографии «Интродуцированные деревья и кустарники в Белорусской ССР», выполненной при непосредственном участии и под руководством Н. Д. Нестеровича. В составлении ее принимали участие сотрудники отдела (А. Ф. Иванов, А. В. Пономарева, Н. И. Чекалинская, Е. Н. Смольская, Р. Г. Сироткина и др.) и Ботанического сада (Е. В. Иванова, А. И. Красник, А. А. Любенков и др.). В монографии описано 712 видов и 90 форм интродуцированных растений, значительная часть которых рекомендована для практического использования и разведения. Изучалась отзывчивость древесных пород на подкормку минеральными удобрениями (Н. Д. Нестерович, А. Ф. Иванов). Отдел в течение ряда лет изучает отношение древесных растений к экологическим факторам. Опубликованы работы, характеризующие отношение растений к влажности и кислотности почвы (Н. Д. Нестерович, А. Ф. Иванов, А. В. Пономарева, Т. Ф. Дерюгина), к свету (Н. Д. Нестерович, Г. И. Маргайлик). Отделом разработаны практические рекомендации по выращиванию древесных растений в питомниках и на лесокультурных площадях, по созданию долголетних компонентов зеленого строительства. В 1967 г. опубликована ценная в практическом и теоретическом отношении книга «Плоды и семена лиственных древесных растений» (Н. Д. Нестерович, Н. И. Чекалинская, Ю. Д. Сироткин).

Ведется изучение факторов зимостойкости и морозоустойчивости древесных растений (Н. Д. Нестерович, В. А. Смирнова).

Отдел экологии растений, начавший свою работу в 1958 г., большое внимание уделил исследованию корневых систем (И. Н. Рахтеенко). Изучение взаимодействия корневых систем древесных растений в чистых и смешанных насаждениях показало (вопреки литературным данным), что корни лиственных пород активнее и глубже проникают в почвогрунт в сравнении с корнями хвойных. Исследования показали, что береза и осина могут быть с успехом использованы для улучшения лесорастительных свойств почв перед посадкой хвойных пород. Выяснено, что при правильном подборе пород в смешанных посадках растения развиваются лучше, чем в чистых культурах, что минеральные элементы посредством корневых систем могут перемещаться из одного растения в другое; перемещение возможно как между растениями одного вида, так и разных видов, причем в последнем случае оно идет успешнее. Исследования роста древесных растений в условиях города (при озеленении) позволили дать ряд рекомендаций по уходу с целью улучшения развития и продления жизни зеленых насаждений (И. Н. Рахтеенко, Б. И. Якушев, И. А. Кауров, Л. А. Кр... и др.).

Сотрудники отдела изучали условия произрастания фундука, винограда и абрикоса и установили наиболее благоприятные для них районы в Белоруссии (А. И. Красник, А. П. Савченко, А. А. Любенков). Отдел также проводит исследования взаимодействия различных сельскохозяйственных растений в чистых и смешанных посевах с использованием новейших методик.

Исследования в области физиологии и биохимии растений в Белоруссии неразрывно связаны с именем Т. Н. Годнева. В Академии наук БССР он начал работу в 1934 г. (до этого он работал в Белорусской сельскохозяйственной академии в Го...ках). В настоящее время физиологические исследования расширились и возник целый ряд специализированных физиологических лабораторий — биохимии растений, фотосинтеза, химической регуляции роста и развития растений. Ряд лабораторий возглавляют ученики Т. Н. Годнева — В. М. Терентьев, А. В. Мироненко, А. А. Шлык.

Лаборатория хлорофилла, возглавляемая Годневым, проводит исследования, которые являются частью большой комплексной проблемы, разрабатываемой во многих

научных учреждениях Советского Союза. Отдел работает главным образом над изучением фотосинтезирующего аппарата растений и механизма его образования. В 1926 г. Годнев выдвинул теорию биологического синтеза хлорофилла, развитию которой была посвящена вся его дальнейшая научная деятельность. Важнейшая этой теории идея о предварительном формировании в растениях отдельных пиррольных ядер была затем развита и в применении к биосинтезу гемоглобина (пигмента, родственного хлорофиллу), для которого она доказана методом меченых атомов. В настоящее время продолжается изучение механизма образования хлорофилла в растениях. Лаборатория широко применяет меченые атомы в качестве основного метода исследования, что позволило выявить роль глюкозы, ацетата и гликокола в построении молекулы этого пигмента. Путем применения радиоактивного изотопа углерода доказано наличие в живых листьях постоянного процесса обновления углеродного скелета хлорофилла. Установлено принципиальное единство хлорофилла высших растений различных систематических групп. Обнаружены реакции биосинтеза хлорофилла и каротиноидов при отрицательной температуре у вечнозеленых и зимующих растений. Методом изотопного разбавления показано использование гематиновых соединений и протопорфирина 9 в биосинтезе фикоцианинов. Обнаружена стимуляция биосинтеза пигментов низкоэнергетическими импульсами красного света в молодых зеленеющих растениях, а также в культуре ткани, что говорит об участии фитохромной системы в этом процессе. Установлено стимулирующее действие витамина B_{12} на образование хлорофилла и протохлорофилла (Т. Н. Годнев, Н. К. Акулович, Э. В. Ходасевич и др.). Результаты исследований доложены на Международной конференции по мирному использованию атомной энергии в Женеве (1955 г.), на Парижской конференции (1957 г.), на Международном симпозиуме по фитобиологии в Бельгии (1960 г.), на V Международном биохимическом конгрессе в Москве (1961 г.), на Международном симпозиуме по состоянию пигментов пластид (ГДР, 1967 г.) и на съездах и конференциях в Советском Союзе. В настоящее время лаборатория продолжает изучать действие температурного и светового факторов на биосинтез растительных пигментов.

Исследования лаборатории физиологии питания растений посвящены изучению особенностей их почвенного питания.

Характер и направление многих физиологических исследований в республике в известной мере диктовались актуальными задачами земледелия с учетом местных почвенно-климатических особенностей. Наличие в Белоруссии больших массивов торфяных почв, их высокое потенциальное плодородие и вместе с тем необычные условия роста и развития растений на них вызывали необходимость изучения почвенного субстрата и физиологии основных сельскохозяйственных растений в этих условиях (В. М. Терентьев).

В отделе исследуется состав подвижных органических веществ торфяной почвы и насыщающего ее раствора, а также влияние их на растения. Определялось содержание в торфяной почве низкомолекулярных органических кислот, гуминовых кислот, ароматических альдегидов, веществ с гиббереллиноподобной активностью. Исследования показали (В. М. Терентьев, Р. И. Царева, О. В. Щуцкая), что некоторые из этих веществ (фумаровая, янтарная и гуминовая кислоты) содержатся в почвенном растворе в количествах, оказывающих заметное физиологическое действие на растения. Под влиянием фумаровой и янтарной кислот усиливается рост вегетативных органов, более интенсивно протекает образование сухого вещества и усвоение элементов минерального питания.

Исследования состава, количества и динамики физиологически активных веществ в торфяной почве позволили заключить, что необычное поведение растений в этих условиях определяется не только обилием азотной пищи и влаги, но и наличием в ней разнообразных органических веществ в количествах, вызывающих физиологические реакции.

Большое место в работе лаборатории занимали исследования физиологической природы полегания. На торфяной почве происходит заметный сдвиг в сторону синтеза азотсодержащих веществ на фоне низкого содержания в стебле и листьях растворимых углеродов (В. М. Терентьев, Н. Н. Стасенко, Л. Н. Коновалова). Исследования анатомической структуры показали, что в этих условиях клетки стебля имели большие размеры, но оболочки их были тоньше в сравнении с растениями на минеральной почве.

С помощью $C^{14}O_2$ исследовался обмен веществ в клеточной оболочке стебля в зависимости от особенностей почвенной среды в связи с потерей растением вертикальной устойчивости (В. М. Терентьев, Н. Н. Стасенко, Ж. И. Петрович). Было показано, что снижение прочности механических тканей стебля обусловлено не столько количественными изменениями, сколько изменением физико-химических свойств основного компонента клеточной оболочки — целлюлозы; ее фракционный состав на торфяной почве отличается от состава целлюлозы того же растения на минеральной почве меньшим содержанием высоко поляризованных молекул.

Изучаются также взаимоотношения между побегами в кусте хлебных злаков (В. М. Терентьев, Р. И. Царева, А. И. Лойко). Лаборатория в своих работах пользуется новейшими методами физиологических исследований.

Лаборатория фотосинтеза ведет исследования общих закономерностей фотосинтетической деятельности растений, в частности изучается влияние накопления ассимилятов на фотосинтез листьев картофеля. Установлено, что в естественных условиях фотосинтетическая активность листьев характеризуется большим разнообразием в зависимости от их местоположения на растении (М. Н. Гончарик и др.).

В связи с разработкой солигорского месторождения калийных солей и произ... ством хлорсодержащих калийных удобрений изучалось влияние хлоридов на форм... рование фотосинтетического аппарата и фотосинтез некоторых культурных растени...

Установлено, что хлориды, вносимые с калийными солями, оказывают небла... приятное воздействие на формирование фотосинтетического аппарата не только у п... роко известных хлорофобов (картофель), но и у сахарной свеклы, которая считает... одним из наиболее солеустойчивых растений. Хлор, вносимый с солигорским силь... нитом, калийной солью и хлористым калием при обычной норме удобрений (6... 90 кг га K_2O), вызывает в листьях деструкцию хлоропластов, уменьшение их объе... а в связи с этим и уменьшение содержания хлорофилла. Наиболее резко отрицат... ное действие хлоридов на фотосинтетический аппарат растений проявлялось при ... сутствии или недостатке азота. На хорошем азотном фоне и при наличии фосф... в значительной мере снимаются нарушения в формировании пластидно-пигментн... системы. Под влиянием хлоридов калийных удобрений задерживается отток асси... лятов из мезофилла в проводящие пути и из стебля в клубень, что приводит к умен... шению накопления крахмала в клубнях на 2—3% (М. Н. Гончарик, Л. П. Лагу... В. М. Терентьева, В. М. Иванченко, К. С. Таланова и др.).

Изучалась фотосинтетическая деятельность картофеля в посевах в зависимост... от формы и размера площади питания растений. Показано, что по освещенности рас... тений, коэффициенту использования суммарной и фотосинтетически активной ра... диации (ФАР) и по чистой продуктивности фотосинтеза лучшей является широко... рядная посадка с загущением в рядах (100×15 см и 90×30 см), а среди загущенны... посадок — квадратно-гнездовая (65×65 см).

Поглощение солнечной радиации листьями в посевах картофеля возрастает п... мере увеличения их поверхности до 30—40 тыс. м²/га. Дальнейшее возрастание по... верхности листьев на единицу площади сколько-нибудь значительного увеличения поглощения радиации не дает. Сезонный ход фотосинтеза картофеля в посевах не з... висит от формы и размеров площади питания растений. Интенсивность фотосинте... зависит от формы и размеров площади питания растений, снижаясь в загущенны... посадках. Лаборатория внесла ценные практические предложения.

Отдел биохимии растений изучает общие вопросы биохимии и биохимически... особенности отдельных видов культурных растений. Исследуется образование пигме... тов в заведомо нефотосинтезирующих тканях, биосинтез белка и образование нукле... новых кислот в процессе созревания и прорастания семян (А. С. Вечер, М. П. Чайк... Н. В. Матошко и др.), изучается образование и накопление алкалоидов у различны... видов люпина (А. В. Мироненко, Г. И. Спиридонова). Изданы монографии «Пласти... растений, их свойства, состав и строение» (А. С. Вечер, 1961) и «Физиология и биох... мия люпина» (А. В. Мироненко, 1965). Отдел биохимии внес ряд ценных предложени... и активно их внедряет в производство.

Отдел химической регуляции роста и развития растений проводит изучение и... реакций на воздействие химическими регуляторами роста, исследуется также приро... действия регуляторов на растения (С. М. Маштаков). Изучалась гербицидная актив... ность ряда новых препаратов в отношении некоторых сельскохозяйственных раст... ний в определенных почвенных условиях.

В настоящее время лаборатория изучает физиолого-биохимические реакции ра... тений на воздействие гербицидами с целью установления причин, определяющ... их чувствительность или устойчивость к этим веществам (С. М. Маштаков, В. П. Деев... А. П. Волынец и др.). Лабораторией внесен ряд ценных предложений для производства.

Лаборатория белковых веществ и азотистого обмена как самостоятельная научно-исследовательская единица начала работу в 1966 г. До этого сотрудники находилис... в составе отдела биохимии растений и занимались вопросами образования и накопл... ния алкалоидов в люпинах (А. В. Мироненко, Г. И. Спиридонова и др.).

В настоящее время в Институте экспериментальной ботаники работает 9 доктор... наук (из них 4 академика), 40 кандидатов наук и 43 научных сотрудника, не име... щих ученой степени; проходят подготовку 37 аспирантов (из них 8 без отрыва от пр... изводства). Подготовка научных кадров ведется по всем специальностям, представле... ным в Институте.

Перед ботаниками Института в области изучения флоры и растительности ст... большие задачи. Флора и растительность регионально по своему существу. Пре... всего необходимо продолжить детальное изучение флоры по естественным района... изучать распространение ценных в научном и практическом отношении растени... увязывать флористические исследования с изучением фитоценотических и эколог... ческих факторов.

Необходимо исследовать процессы видообразования и внутривидовую систем... тику. Нужно больше уделять внимания истории развития растительного покр... республики. Следует усилить исследования низших растений.

Надо продолжить изучение формирования, развития и продуктивности лесн... фитоценозов путем всестороннего исследования всех компонентов биогеоценоз... их динамики и взаимосвязей. Большое внимание следует уделить лесным культурф... тоценозам, так как интенсификация лесного хозяйства ведет к окультуриванию ле... которое будет все больше расширяться. Следует повысить роль разработки теорети... ских и методических вопросов изучения растительного покрова на биогеоценоти... ской основе.

В области луговедения одной из первоочередных задач является обобщение на... копленных геоботанических материалов, разработка районирования и составлен...

...графической сводки по луговой растительности. Следует больше уделить внима... ...изучению биологической и хозяйственной продуктивности лугов при разных ...темах использования и различных агротехнических воздействиях. Необходимо ...ганизовать сеть стационаров для систематического изучения генезиса луговой рас... ...тельности.

Необходимо тщательное и планомерное изучение болотной растительности и ее ...нений в зависимости от экологических факторов; требуется разработка новой, ...ее широкой и точной классификации болот. Необходимо выделить ряд болотных ...поведников.

Мы не должны ограничиваться изучением растительных богатств нашей респуб... ...ки, необходимо расширять исследования в области интродукции и акклиматиза... ...ии растений для обогащения флоры родного края.

В целях наиболее планомерного развития работ в области изучения раститель... ...ти БССР нужно улучшить координационную деятельность Совета по проблеме ...биологические основы рационального использования, преобразования и охраны ра... ...тельного мира».

Надо привлечь внимание всех любителей природы к охране наших растительных ...атств, к сохранению заповедников, заказников и стационарных опытных участков.

Изучая, охраняя и умножая растительные ресурсы, повышая продуктивность ...сов, лугов и заболоченных земель, советские ботаники внесут свой вклад в дело ...роительства коммунизма в нашей стране.

ЛИТЕРАТУРА[1]

Монографии и сборники работ

Дорожкин Н. А. (1931). Болезни зерновых и бобовых культур и способы ...рьбы с ними. — Дорожкин Н. А. (1933). Порайонная характеристика забо... ...ваний картофеля в БССР. — Дорожкин Н. А. (1934). Болезни картофеля ...и меры борьбы с ними. — Марковец А. Ф. (1935). Клещи, насекомые, вредящие ...апасам зерна в БССР, и меры борьбы с ними. — Дорожкин Н. А. (1936). Как ...величить урожай картофеля. — Марковец А. Ф. (1936). Вредители зерна и ...еры борьбы с ними. — Томин М. П. (1937). Определитель кустистых и листова... ...тых лишайников СССР. — Определитель лишайников БССР. (1936—19...). I (1936), II (1938). — Михайловская В. А. и др. (1939). Сорняки, сте... ...пень их распространения в посевах и семенах БССР и меры борьбы с ними. — Могучий А. В. (1940). Разведение винограда в условиях БССР. — Кулагин Н. М. (1940). Фауна БССР, т. I. Млекопитающие. IV. Копытные. — Марковец А. Ф. (1941). Вредители и болезни плодовых культур в БССР и меры борьбы ...с ними. — Дорожкин Н. А. (1947). Картофель. — Годнев Т. Н. (1947). ...Строение хлорофилла и возможные пути его образования. — Дорожкин Н. А. (19...48). Рак картофеля и способы борьбы с ним. — Пидопличко А. П. (1948). ...лора сфагновых (торфяных) мхов Белорусской ССР. — Марковец А. Ф. (1949). ...Справочник по борьбе с вредителями сельскохозяйственных культур. — Нестерович Н. Д., А. Ф. Иванов, Н. И. Чекалинская. (1949). Техни... ...ки ценные древесные породы, внедряемые в лесах БССР. — Нестерович Н. Д., А. С. Мерло. (1949). Озеленение школ. — Практическое руковод... ...ство по озеленению населенных мест. (1949). — Флора БССР. (1949—1959). I (1949), под ред. Б. К. Шишкина, М.; II (1949), III (1950), ...ред. Н. А. Дорожкина; IV (1955), V (1959), под ред. Б. К. Шишкина. — Нестерович Н. Д. (1950). Акклиматизация древесных растений в зеленом строительстве ...лесном хозяйстве. — Георгиевский С. Д. (1950). Декоративное озеленение ...озов. — Красник А. И., А. П. Кравченко, Л. П. Рыбаков. (1950). ...актическое руководство по культуре винограда в Белоруссии. — Лазаренко А. С. (1951). Определитель лиственных мхов. — Марковец А. Ф. (19...51). Вредители полевых культур и меры борьбы с ними. — Кипенварлиц А. Ф. (1951). Меры борьбы с проволочниками на торфяных почвах. — Дорожкин Н. А., А. Ф. Марковец, В. А. Герасимович. (1951). ...обие по борьбе с вредителями и болезнями сельскохозяйственных культур. — Нестерович Е. Д., Н. И. Чекалинская. (1951). Вьющиеся древесные расте... ...для озеленения БССР. — Деревья и кустарники для зеленого строи... ...тельства. Под ред. С. Я. Соколова и Н. Д. Нестеровича. (1952). — Вредители и болезни сельскохозяйственных растений и меры борьбы с ними. (1952). — Годнев Т. Н. (1952). Строение хлорофилла и методы его количественного опре... ...деления. — Мержеевская О. И. (1953). Нематоды главнейших полевых куль... ...р БССР. — Нестерович Н. Д., Н. И. Чекалинская. (1953). Шишки ...семена хвойных пород. — Михайловская В. А. (1953). Флора Полесской ...низменности. — Купревич В. Ф. (1954). Болезни клевера и люцерны (опре... ...делитель). — Нестерович Н. Д. (1955). Плодоношение интродуцированных ...сных растений в БССР. — Шлык А. А. (1956). Метод меченых атомов

[1] Библиография подготовлена ученым секретарем Института экспериментальной ботаники Д. С. Трухановским. Библиография дана в хронологическом порядке; кроме ...обо отмеченных, все издания Института экспериментальной ботаники были опубли... ...ваны в Минске.

в изучении биосинтеза хлорофилла. — Томин М. П. (1956). Определитель корковых лишайников европейской части СССР (кроме Крайнего Севера и Крыма). — Мерло А. С., С. Д. Георгиевский. (1956). Справочник цветовода. — Купревич В. Ф., В. Г. Траншель. (1957). Ржавчинные грибы СССР. I. Флора споровых растений СССР. — Нестерович Н. Д., А. В. Пономарева. (1957). Минеральное питание и плодоношение древесных растений. — Жебрак А. Р. (1958). Полиплоидные виды пшениц. М. — Интродуцированные деревья и кустарники Белорусской ССР. (1959—1961) 1 (1959), 2 (1960), 3 (1961). Под ред. Н. Д. Нестеровича. — Юркевич И. Д. (1960). Дубравы БССР и их восстановление. — Винберг Г. Г. (1960). Первичная продукция водоемов. — Вечер А. С. (1961). Пластиды растений, их свойства, состав и строение. — Гетерозис. (1961). Теория и методы практического использования. Сборник статей под ред. Н. В. Турбина. — Применение гербицидов и стимуляторов роста растений. (1961). Сборник под ред. И. Д. Юркевича и С. М. Маштакова. — Гончарик М. Н. (1962). Влияние экологических условий на физиологию культурных растений. — Годнев Т. Н. (1963). Хлорофилл, его строение и образование в растении. — Юркевич И. Д., В. С. Гельтман, В. И. Парфенов. (1963). Сероольховые леса и их хозяйственное использование. — Рахтеенко И. Н. (1963). Рост и взаимодействие корневых систем древесных пород. — Юркевич И. Д., В. С. Гельтман. (1965). География, типология и районирование лесной растительности Белоруссии. — Лекарственные растения Белоруссии. (1965—1967). Под ред. А. Ф. Гаммерман и И. Д. Юркевича. Изд. 1-е (1965), 2-е (1966), 3-е и 4-е (1967). — Горбач Н. В. (1965). Определитель лишайников Белоруссии. — Мироненко А. В. (1965). Физиология и биохимия люпина. — Иванов А. Ф., А. В. Пономарева, Т. Ф. Дерюгина. (1966). Отношение древесных растений к влажности и кислотности почвы. — Вечер А. С. (1966). Основы физической биохимии. — Мироненко А. В. (1966). Методы определения алкалоидов. — Юркевич И. Д., Д. С. Голод. (1966). Сезонное развитие ели обыкновенной. — Определитель растений Белоруссии. (1967). Под ред. Б. К. Шишкина, М. П. Томина, М. Н. Гончарика. — Нестерович Н. Д., Н. И. Чекалинская, Ю. Д. Сироткин. (1967). Плоды и семена лиственных древесных пород.

Периодические издания

Сборник научных трудов Института. (1950—1952). 1 (1950), 2 (1951), 3 (1952). — Рефераты научно-исследовательских работ Института биологии. (1956). — Сборник научных работ. (1959). I. БО ВБО. — Сборник ботанических работ. (1960). II. БО ВБО. — Бюллетень Института биологии. (1957—1961) 2, 3, 4, 5, 6. — Сборник ботанических работ. (1961). III. БО ВБО. — Генетика и цитология растений. (1962). — Сб. статей. — Экспериментальная ботаника. (1962). Сб. статей. — Физиология и биохимия растений. (1962). — Геоботаническое изучение лугов. (1962). IV. Сборник. БО ВБО. — Ботаника. Исследования (1963). V. БО ВБО. — Ботаника. Исследования. (1964). VI. БО ВБО. — Влияние почвенных условий на рост древесных растений. (1964). Сборник статей. — Физиологические особенности культивируемых растений. (1964). — Ботаника. Исследования. (1965). VII. БО ВБО. — Экология древесных растений (1965). Сборник статей. — Физиолого-биохимические исследования растений. (1965). — Ботаника. Исследования. (1966). VIII. БО ВБО. — Геоботанические исследования. (1966). Сборник статей. — Исследования по физиологии и биохимии растений. (1966). — Ботаника. Исследования. (1967). IX. БО ВБО.

Белорусское отделение
Всесоюзного ботанического общества,
г. Минск.

(Получено 3 X 1967).

ХРОНИКА

УДК 006.3 : 006.16 58 (47) : 581.524 44

ОБСУЖДЕНИЕ ВОПРОСА О ЗОНАЛЬНЫХ ТИПАХ РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА НА НАУЧНОМ СЕМИНАРЕ ЛАБОРАТОРИИ РАСТИТЕЛЬНОСТИ КРАЙНЕГО СЕВЕРА БОТАНИЧЕСКОГО ИНСТИТУТА АКАДЕМИИ НАУК СССР

V. V. PETROVSKY AND N. V. MATVEYEVA. A DISCUSSION ON THE PROBLEM OF THE ZONAL TYPES OF VEGETATIONAL COVER AT THE SCIENTIFIC SEMINAR OF THE LABORATORY OF THE VEGETATION OF FAR NORTH OF THE BOTANICAL INSTITUTE OF THE ACADEMY OF SCIENCES OF THE U. S. S. R.

Проблема выделения зональных типов растительности в течение многих лет остается предметом острых дискуссий. Одна из таких дискуссий состоялась в Ботаническом институте им. В. Л. Комарова АН СССР. Поводом для нее послужила статья Б. Н. Норина «О зональных типах растительного покрова в Арктике и Субарктике», опубликованная в № 11 «Ботанического журнала» за 1966 г.

В Лаборатории растительности Крайнего Севера 22 февраля 1967 г. под председательством Е. А. Тихомирова состоялся научный семинар, посвященный обсуждению вопросов, связанных с указанной проблемой. Научные семинары в лаборатории уже в течение многих лет являются традиционной формой обсуждения многих научных проблем, событий в научной жизни, часто формой оценки научных работ. В работе семинара приняли участие сотрудники других лабораторий отдела геоботаники.

Начавший обсуждение **В. В. Петровский** отметил, что все возрастающий поток фактического материала в геоботанике и в смежных научных дисциплинах требует постоянного анализа и синтеза. Поэтому любая попытка в этой области воспринимается с интересом.

Подобную попытку предпринял Б. Н. Норин, поместив статью в «Ботаническом журнале», имевшую целью ревизовать некоторые геоботанические категории.

В самом начале статьи Б. Н. объявляет о своем намерении уточнить содержание и объем понятия «тип растительности». Тут же он излагает свое кредо по ряду принципиальных вопросов, так или иначе связанных с проблемой классификации растительности. Первым рассматривается вопрос о так называемых «ассоциированных» и «диссоциированных» растительных группировках. Употребляемые неоднократно и противопоставляемые друг другу выражения «ассоциированная группировка» и «диссоциированная группировка» уже сами по себе могут озадачить читателя, знакомого с основами фитоценологии, и если выражение «ассоциированная группировка» может быть переведено на русский язык как «объединенная группировка», то «диссоциированная группировка» — довольно странное сочетание слов, ибо оно должно обозначать образование, которое прежде было группировкой». Судя по всему, автор не делает различия между ассоциированными растениями, образующими элементарные растительные группировки (типа синузии или простого ценоза), и ассоциированными (т. е. объединенными в единое целое) группировками, образующими сложные ценозы.

Разделив группировки на «ассоциированные» и «диссоциированные», Б. Н. пытается дать этому теоретическое обоснование. В качестве основного критерия для разделения он выдвигает так называемую «саморегуляцию» группировок — якобы фитоценотический процесс, присущий «ассоциированным» группировкам. Однако упоминаемая «саморегуляция» — лишь отчасти процесс фитоценотический, а в общем — это процесс поддержания определенного равновесия в системе «растительная группировка—экотоп». Динамика растительности на лесной вырубке (в пределах отдельного небольшого участка) — это отнюдь не автономная саморегуляция растительной группировки, а с определенного момента (когда уже можно говорить о растительной группировке) непрерывная смена форм ассоциирования растений на фоне непрерывного изменения совокупностью этих растений экотопа вплоть до фазы так называемого устойчивого равновесия (в биогеоценозе). С точки зрения выдвигаемого Б. Н. тезиса о саморегуляции, трудно представить себе «диссоциированную» группировку как группировку, т. е. как сочетание растений, объединенное общностью процессов, протекающих в ходе взаимодействия. В этом смысле понятие «диссоциированная группировка» вряд ли может рассматриваться как положительный вклад в фитоценологию.

Б. Н. делает попытку уточнить понятие «эдификатор» и пишет следующее: «. . . необходимо считать эдификатором вид, который . . . создает или ограничивает

возможность развития новых растений . . .». Каждому геоботанику известно, что большинство доминантных видов в той или иной мере ограничивают возможность развития новых растений, а иногда и создают эту возможность для некоторых видов, не будучи наиболее мощными средообразующими видами. Так что это уточнение нельзя признать удачным. Признавая роль эдификатора только за древесной синузией и считая, что группировки, не имеющие хорошо выраженного эдификатора, не являются фитоценозами, Б. Н. выдвигает еще один крайне противоречивый тезис. На стр. 1449 он пишет: «Вид-эдификатор, не образующий более или менее сомкнутого полога, не может оказывать однородного воздействия на среду на всем ее протяжении — создается комплексность покрова. Комплекс (сообществ, фрагментов сообществ, синузий) нельзя считать фитоценозом, несмотря на то, что он может быть „однородным“, у комплекса нет растительного объединяющего начала — общей эдификаторной синузии».

Логика Б. Н. примерно такова: вид — более слабый эдификатор, создает комплексность покрова, а раз так, то он вовсе и не эдификатор! А комплексный ценоз поэтому вовсе не ценоз!. . . Через две страницы Б. Н. отходит от этого принципа и признает существование «комбинированных ценозов» — отсутствие в них «растительного объединяющего начала» его уже не смущает.

Для обоснования своего особого взгляда на типы растительности Б. Н. считает также необходимым уточнить понятие синузии, а заодно и представление о фитоценозе. Обязательным признаком синузии, по мнению Б. Н., является наличие эдификатора (!) и одноярусность группировок. Попробуйте представить себе любую одноярусную группировку, образованную несколькими видами в приблизительно равной пропорции (будь то группировка мхов, лишайников, трав, кустарников или деревьев), и попытайтесь определить, какой из видов по отношению к другим является эдификатором! Очень вероятно, что таковой не выявится. По-видимому, следует допустить, что данные виды не являются эдификаторами по отношению друг к другу.

По Б. Н., синузии должны быть одноярусными и ценотически обособленными. Но каким образом можно многоярусные группировки (соответствующие синузиям 3-го порядка по Гамсу) разделить на более простые элементы, которые были бы обособлены друг от друга ценотически, экологически и пространственно? И если упомянутые группировки не синузии, то что это такое?. . . Начиная с Гамса, все цитированные Б. Н. исследователи признавали промежуточное положение подобных многоярусных группировок между простейшими одноярусными синузиями и многоярусными ценозами. Этот момент Б. Н. просто игнорирует. Поскольку, по его мнению, эдификатор обязательно имеется и в синузии и в ценозе, при различении одноярусных ценозов и так называемых «самостоятельно существующих, автономных синузий», автор вынужден искать новые критерии. И он «находит» их в качественном различии эдификаторов, хотя тут же признает, что такие различия в основном могут быть выяснены только экспериментально.

Что такое отдельная, самостоятельно функционирующая в природе группировка растений («автономная» синузия по Б. Н.)? По сути дела — это ценоз. И непонятно зачем автору понадобилось нагромождать целую систему так называемых «растительных образований». Не правильнее ли признать за упомянутой группировкой право называться ценозом, поскольку она имеет все признаки такового, независимо от наличия и качества эдификатора?

К чему на практике приводит самого автора идея обязательности эдификатора, можно проследить на примере так называемых «агломеративных сочетаний синузий». Б. Н. не может считать группировки такого рода ценозами, во-первых, потому, что синузии здесь слабо связаны ценотически. Но где та мера, которой может быть измерена сила и прочность таких связей? Если соотношение компонентов в таких группировках из года в год заметно не меняется, мы вправе считать их нормальными комплексными ценозами.

Вторым аргументом Б. Н. против признания многосинузиальных тундровых группировок ценозами является утверждение, что здесь нет единого характера взаимоотношений синузий (и далее Б. Н. уточняет — «т. е. нет общей эдификаторной синузии»). Это уточнение парадоксально: логически рассуждая, и без эдификатора можно представить однотипные взаимоотношения между синузиями в такой группировке, да и часто действительно имеются в тундровых сообществах.

Наконец, автор отказывается называть такие многосинузиальные группировки даже микроценозами ввиду неустойчивости (?!) их ценотических связей, а также потому, что в таких случаях необходимо было бы относить к разным микросообществам не только разные части одной синузии, но и отдельные части одного растения. А правильнее ли все эти части синузий и отдельных растений включить в единый ценоз?

Довольно много места в работе Б. Н. уделено рассуждениям, обосновывающим необходимость разделения понятий «тип растительности» и «тип растительного покрова». Здесь Б. Н. необоснованно отвергает широко применяющееся выделение типа растительности по набору биоморф. Судя по всему, для него набор жизненных форм — выделение отнюдь не фитоценотическое. Стоя на подобной точке зрения, можно смело утверждать, что и структура сообщества не фитоценотическая, а только морфологическая категория и т. д., и т. д.!

Приведу образец аргументации Б. Н. (стр. 1556): «При выделении типа растительности по биоморфе эдификатора господствующей синузии часто в качестве исходной предпосылки фактически принимается не жизненная форма, а комплекс показателей растительного покрова (география, генезис, экология и морфология сообществ).

Установление же господствующей жизненной формы производится после того, как тип растительности уже выделен — по комплексу признаков, часть из которых даже не поддается более или менее точному определению» (разрядка наша, — *В. П.* и *Н. М.*). Следует обратить внимание на то, что сам автор, развивая собственные взгляды, сплошь и рядом использует подобные комплексы признаков. Приходится сожалеть, что, ревизуя принцип выделения типов растительности, Б. Н. не идет дальше голых деклараций и не предлагает альтернативных решений. Например, он заявляет, что полярные пустыни и тундры слагаются из многих типов моносинузиальной растительности, но, к сожалению, не называет этих типов и не реализует на практике неоднократно провозглашаемый им принцип выделения по типу взаимоотношений растений, хотя в начале статьи он обещал уточнить содержание и объем понятия «тип растительности» применительно к Арктике и Субарктике.

Указывая на необходимость классифицировать растительность по ее признакам, Б. Н. формально как будто бы прав, но продемонстрировать преимущество — или хотя бы возможность такой классификации на конкретных примерах он не смог.

Считая, что им найден достаточно четкий критерий, отличающий «автономные синузии» (и вообще синузии) от фитоценозов, Б. Н. пытается на этой основе построить систему типов растительного покрова, систему форм группирования растений, а также системы основных единиц классификации растительности и растительного покрова. Образец этой системы Б. Н. демонстрирует на примере полярно-пустынного, тундрового, лесотундрового и лесного типов растительности в таблице на стр. 1560. Если добавить в таблицу лесостепной, степной и аридно-пустынный типы и заполнить соответствующие колонки по методу Б. Н. Норина, а затем снять «шапку» с наименованиями зональных типов растительного покрова и попытаться отличить по предлагаемым им признакам полярно-пустынный тип от аридно-пустынного, тундровый от степного, лесотундровый от лесостепного, то эта попытка закончится безуспешно. В таком дополненном виде таблица наглядно иллюстрирует, что ни одна из зон (зон в понимании Норина) не имеет специфических форм ассоциирования, которые не наблюдались бы в других зонах. Известно, что определенные типы и формы ассоциирования растений не обязательно приурочены к тем или иным широтно-географическим зонам. Б. Н. ставил целью работы уточнение понятия «тип растительности». К сожалению, этой цели он не достиг. Более того, вопрос о типе растительности рассматривался им лишь попутно; в конечном счете он присоединяется к точке зрения, высказанной по этому вопросу Х. Х. Трассом (1962). Спрашивается, что же уточнил Б. Н.? Правда, заглавие работы совсем не отвечает той цели, которую декларирует автор несколькими строками ниже. Но это не такое крупное упущение. Гораздо печальнее то, что, не сформулировав точно спорные положения предлагаемой им концепции, автор пытается безосновательно отмести как неудовлетворительные многие другие точки зрения, предлагая взамен очень сомнительную альтернативу. Например, Норин настаивает на обязательной одноярусности синузий лишь потому, что, по его мнению, синузия не должна состоять из синузий.

Совершенно безосновательно Б. Н. настаивает на обязательном наличии в синузиях и ценозах эдификатора. Мне кажется более правильной традиционная точка зрения, что ценоз не обязательно является объединением растений под эгидой определенной жизненной формы, синузии или вида.

Один из выводов, к которому приходит Б. Н., может быть коротко сформулирован так: где нет деревьев — там нет фитоценозов! Утверждение парадоксальное, но логика автора неизбежно приводит его к этому удивительному с точки зрения фитоценолога заключению.

Предлагаемая Нориным трактовка фитоценоза не имеет никаких преимуществ перед традиционной и общепринятой. Более того, переименовывая во многих случаях фитоценозы в разного рода сочетания синузий, Б. Н. искусственно усложняет картину взаимоотношений внутри растительных сообществ. Обобщения, а тем более новые концепции, охватывающие широкий круг явлений, оправданы лишь тогда, когда имеют под собой четкую основу. В противном случае результатом оказывается беспочвенное и бесплодное теоретизирование.

Казалось бы, логика работы Б. Н. проста. Автора не устраивали ныне существующие трактовки понятия «тип растительности», и он стремится обосновать неправомерность методов выделения этой категории прежними исследователями (тип растительности должен выделяться по типу взаимоотношений растений!). Согласно Б. Н., типами растительности должна называться совсем другая категория, о которой в свое время писал Х. Х. Трасс (1962). Поэтому для совокупности «растительных образований» (по терминологии Б. Н.) в каждой природной зоне необходимо дать соответствующий термин. Такой термин нашелся — это «тип растительного покрова». Как будто бы цель достигнута. Но Б. Н. пытается представить эту подмену терминов как некую новую теоретическую разработку. «Тип растительного покрова» рассматривается им как новая категория, которую сам автор, к сожалению, затрудняется точно определить: установить ее место в системе геоботанических понятий и в системе единиц классификации растительного покрова, найти биологические или географические критерии выделения этой категории. Б. Н. заканчивает свою статью фразой: «. . .мы считаем, что чисто фитоценотический подход к познанию закономерностей группирования и размещения растений явится только полезным и осветит такие стороны и черты растительности и растительного покрова, которые при других подходах не могут быть выявлены». Если автор считает, что его подход к обсуждавшимся проблемам был фитоценологическим, то это его право. Но если в результате такого подхода выявляется, что считаться фитоце-

нозами могут лишь лесные сообщества, я позволю себе усомниться в полезности такого подхода, независимо от того, какой эпитет придан ему автором. Что же касается предпринятой Б. Н. попытки что-то уточнить в системе фитоценологических и геоботанических понятий, то, по моему мнению, эта попытка оказалась неудачной.

Б. А. Юрцев отметил, что статья Б. Н. Норина вызывает массу замечаний и возражений и в этом ее положительное значение как «закваски» для дискуссии. В ней делается попытка пересмотреть систему основных понятий фитоценологии и геоботаники; однако обсуждение широкого круга вопросов ведется часто с узких позиций и в основном умозрительно. Результатом явилось крайнее сужение объема некоторых элементарных понятий фитоценологии и в первую очередь понятия «фитоценоз», сведенного к одному из частных случаев фитоценоза в общепринятой трактовке; последний же превратился в сочетания и комплексы (классические же комплексы, стало быть, — в комплексы комплексов). Все это крайне усложняет систему единиц, применяемых при описании растительности, и это заставляет отнестись к избранным Б. Н. критериям как к малоплодотворным и практически неудобным. Непростительно и то, что в теоретической статье не дано определения некоторых основных понятий, в том числе «типа растительности» и «типа растительного покрова», хотя последний составляет основной предмет обсуждения. Более того, автор в предположительном тоне говорит о том, какие низшие единицы соответствуют обобщающему понятию «тип растительного покрова» («Он является, вероятно, одной из высших единиц классификации комплексов» [стр. 1557], что, конечно, даже с позиций автора верно лишь отчасти).

В своих отправных положениях Б. Н. Норин стоит на ортодоксальных позициях: краеугольным камнем для него при разделении разного рода группировок является наличие или отсутствие эдификатора. Однако при этом понятие «эдификатор» расширено им настолько, что оно превратилось в синоним понятия «любой конкурентноспособный вид» («. . . необходимо считать эдификатором вид, который настолько изменяет какие-либо факторы среды, что этим создает или ограничивает возможность развития новых растений некоторых или всех других видов группировки. В синузии эдификатор — вид или группа видов, в фитоценозе — синузия или группа синузий» [стр. 1549]). При таком подходе эдификаторов можно выделить очень много и в «зоне полярных пустынь», причем ими окажутся здесь не только мхи и лишайники (как считает автор статьи), но и большинство особей цветковых растений, переходящих в высокой Арктике к подушковидному росту и создающих возможность поселения здесь других цветковых, мхов, лишайников, грибов, водорослей, бактерий, формирующих «гумусовые карманы», и т. д. Эдификатором несомненно явится и любой накипной лишайник, занявший своим слоевищем часть поверхности камня и не позволяющий селиться на том же участке другому накипняку. Но что же тогда «не эдификаторы»? И на каком основании наличию или отсутствию эдификатора (в такой «уточненной» трактовке) придается столь большое значение в классификации растительных группировок?

Если прежние авторы говорили об эдификаторе сообщества, то Норин вводит наряду с этим дополнительное понятие: эдификатор синузии.

По мнению Б. Н., однородное воздействие эдифицирующей синузии на всем ее протяжении на подчиненные растения или синузии является «объединяющим растительным началом», скрепляющим в одно целое «ассоциированные группировки» (синузии, фитоценозы). «Вид-эдификатор, не образующий более или менее сомкнутого полога, не может оказывать однородного воздействия на среду на всем ее протяжении — создается комплексность покрова» (стр. 1550). Из этого отрывка, в котором даже использован лесоводческий термин «полог», особенно наглядно видно, что сам критерий — организации группировки сверху — заимствован из лесоведения. Однако какое объединяющее растительное начало организует сам древостой в синузии? Видимо, господствующий ярус организуется в синузию конкуренцией, т. е. «агломеративно» (по Б. Н. Норину). И если лес мы называем фитоценозом, то и в тундровой зоне, где нет объединяющего растительного начала (древостоя), соседние смыкающиеся синузии (особенно если они однотипны) образуют фитоценозы, «организованные» во многих случаях также «агломеративно». Кроме того, во многих районах таежной зоны «объединяющее растительное начало» (например, еловый древостой) оказывает более или менее однородное эдифицирующее воздействие на синузии нижних ярусов практически на всем протяжении этих районов, включая водоразделы и долины; этого «объединяющего начала» хватило бы и на всю подзону. Если же взять даже ограниченные участки елово-дубового или елово-березового леса, где под кронами деревьев разных пород существуют разные «наборы» синузий, то ни о каком «однородном» воздействии смешанного древостоя на среду не может быть и речи. Что же останется от пресловутой однородности в тропическом лесу, где на 1 га может встретиться до 400 видов деревьев? Однородность же чисто еловой синузии и елового леса зависит не от однородного организующего воздействия сверху, а от того, что вследствие условий конкуренции или других причин все соседние «ценоячейки» леса оказались еловыми, т. е. в лесу такие «ценоячейки» — участки, приблизительно оконтуренные кронами деревьев господствующего яруса с их спутниками из числа растений нижних ярусов, — относительно автономны (чем старше насаждение, тем больше); это явление синузиального порядка.

Аргумент Б. Н. Норина против признания многоярусных синузий («синузии не могут состоять из синузий») не состоятелен, поскольку сам он считает, что группировки состоят из группировок, синузия же — понятие также весьма общее, без какого-либо таксономического ранга. Это сознавал и Гамс (автор термина), различавший синузии разного порядка. Структура растительного покрова многоступенчата, и особи, образующие некоторую систему, одновременно своей совокупностью могут входить в систему

более высокого порядка. При этом виды с малым радиусом сферы воздействия одной особи обычно входят в свиту видов с большей сферой воздействия [1] и т. д.: виды с максимальными размерами сферы воздействия одной особи («фитогенного поля особи», по А. А. Уранову) образуют «ценоячейки» (по В. С. Ипатову, 1961) или конгрегации (по В. В. Петровскому, 1960) — синузии высшего порядка; объединение же последних в более крупные, территориальные единицы, по-видимому, осуществляется только по «агломеративному» типу. С этой точки зрения нет принципиальной разницы между лесом и другими сомкнутыми сообществами, в том числе и тундровыми. Неправомерно сравнение мертвопокровного букового леса с одним слоевищем накипного лишайника на скале (стр. 1551), хотя данный вид накипняка несомненно не позволяет поселиться на том же месте другим видам накипняков и тем самым является «сам себе эдификатором»; представители же других жизненных форм в этих условиях расти не могут. Сравнивать нужно ценоячейку одного дерева бука с одним слоевищем лишайника или же мертвопокровный бучатник со всем (нередко сплошным) накипнолишайниковым покровом скалы или каменного поля. И хотя нет принципиальных возражений (кроме практического неудобства) против признания «автономной синузии» фитоценозом, такая точка зрения на практике никем не принимается, ибо она привела бы к невообразимо дробной трактовке фитоценозов. Сознательно или бессознательно, но все мы называем фитоценозами территориальные единицы со всей гаммой синузий, «ценоячеек» или микрогруппировок, «кочующих» в пределах «однородного в своей неоднородности» участка, постоянно меняющихся местами и представляющих в своей совокупности подвижное растительное зеркало экотопа (отсюда правомочность экотопических классификаций). Это более широкая, испытанная практикой трактовка понятия «фитоценоз». То, что Б. Н. Норин называет типом растительного покрова, на деле — тип фитоценоза как территориальной единицы. Замечательно, что и автор термина «фитоценоз» Гамс, вводя этот термин, считал его территориальным топографическим понятием, противопоставляя синэкологическому понятию «синузия».

Но, осознав территориальную сущность понятия «фитоценоз», быть может, имело бы смысл сделать еще один шаг и включить в него (как подразделение высшего ранга) и открытые, не ассоциированные группировки. В противном случае полным синонимом «типа растительного покрова» Б. Н. Норина будет понятие «тип территориальных растительных группировок».

По мнению автора статьи, фитоценоз, как и синузия, — образование, фитоценотически обусловленное, тогда как аггрегация — образование, экотопически обусловленное (стр. 1549). На самом же деле всякий фитоценоз обусловлен не только «ценотически», но и «экотопически» (т. е. не только взаимоотношениями растений, но и внешней средой); более того, именно экотоп — верховный эдификатор фитоценоза. Не случайно в лесной зоне под пологом даже самого сильного эдификатора мы, как правило, наблюдаем очень разный состав растений нижних ярусов — в зависимости от состава почвообразующих пород, экспозиции и крутизны склона и т. д. И только при прочих равных условиях эдификатор определяет состав и строение фитоценоза; об этой важнейшей составляющей — внешних условиях — нельзя забывать и при решении вопроса о «сущности фитоценоза», и при классификации фитоценозов.

Противопоставление терминов «растительность» и «растительный покров», практикуемое многими геоботаниками, неудобно тем, что по своему первоначальному смыслу это чистейшие синонимы. Растительный покров как совокупность всех растений, заселяющих территорию — ассоциированных и не ассоциированных, — неоднороден на всех уровнях, и картирование его в разном масштабе вскрывает разные уровни неоднородности и причины, их обусловливающие. При картировании в наиболее крупном масштабе (скромно именуемом зарисовкой структуры фитоценозов) вскрывается неоднородность, обусловленная дискретностью видовых популяций, состоящих из особей, с ней вполне соизмерима неоднородность, создаваемая нанорельефом (абиогенным или биогенным); поэтому почти во всех случаях, когда на участке, занятом фитоценозом, хорошо развит нанорельеф (часто и микрорельеф), мы имеем дело с комплексными («территориальными», т. е. обычными) фитоценозами. И если Норин оценивает тундровые фитоценозы с позиций лесоведа, то было бы полезнее взглянуть на лесные фитоценозы с позиций тундроведа; это позволило бы увидеть то, что обычно игнорируется лесоведами: комплексный характер многих лесных фитоценозов.

Многоступенчатая синузиальная структура и многоплановая пространственная неоднородность растительного покрова приводят к необходимости разработки понятий по меньшей мере о трех параллельных единицах: 1) типы синузий; 2) типы синузий высшего порядка («ценоячейки», «конгрегации»); сложность их строения определяется составом экобиоморф, которые могут сосуществовать в данных физико-географических условиях; 3) типы (территориальных) фитоценозов («типы растительности» в общепринятом смысле, «типы растительного покрова» — по Б. Н. Норину). Однако возникающая при средне- и мелкомасштабном картировании задача классификации «неоднородностей» на надценотическом уровне, по-видимому, должна привести к разработке и введению еще одного общего понятия, для которого и целесообразно использовать термин «ландшафтный тип растительного покрова»; низшей единицей, соответствующей данному понятию, является растительный покров географического ландшафта, по своим границам довольно близко соответствующего геоботаническому району и территории

[1] Б. А. Юрцев это положение иллюстрирует примером последовательного подчинения синузий — от временных, подвижных синузий ризосферы одного корня до «ценоячейки» дерева господствующего яруса.

элементарной флоры (по А. И. Толмачеву). Для характеристики растительного покрова конкретного географического ландшафта, в пределах которого достаточно полно (и со значительной повторностью!) представлено основное разнообразие фаций, присущих данному типу ландшафта, необходимо выявить весь спектр фитоценозов, исследуя закономерности дифференциации растительного покрова в связи с общим расчленением ландшафта; следует также изучить флору данной территории, т. е. выявить разнообразие видовых популяций, пересекающих ценотические рубежи и обусловливающих действительное, реальное единство растительного покрова данного ландшафта. Высшими типологическими единицами выдвигаемого понятия являются зональные типы растительного покрова. Этот подход. в частности, оказался перспективным при составлении легенд обзорных мелкомасштабных карт растительного покрова крупных территорий (см. карты растительности «Физико-географического атласа мира», 1964 г.).

Критикуя широко распространившийся в нашей литературе подход к выделению типов растительности по экобиоморфе эдификатора господствующей синузии, Б. Н. называет его нефитоценотическим, что, конечно, неверно. Ведь при таком подходе предполагается разбивка сообщества на синузии, установление их взаимоотношений, выявление господствующей синузии и ее эдификатора; все это — элементы фитоценотического анализа. Не фитоценотическим может быть назван лишь формально-физиономический подход к выделению высших топологических единиц по преобладающей биоморфе (типа «Lignosa», «Herbosa» и т. д.). Некоторые же действительные недостатки критикуемого направления остались автором невскрытыми. Таковыми являются: во-первых, абсолютизация эдификатора и «эдифицирования», превращенного во всеобщий принцип организации сообществ, что для большинства сообществ не доказано и принимается a priori; во-вторых, использование в готовом виде классификаций жизненных форм, создаваемых морфологами, исходя из собственных задач; между тем классификация биоморф (точнее, экобиоморф) для целей фитоценологии должна быть отличной от так называемых биолого-морфологических классификаций, акцент в ней должен делаться на динамические моменты, на экологию и ценотический эффект структурных особенностей растения.

Однако совсем отказаться от использования экобиоморф или эквивалентных понятий («ценобиоморф»?) как критерия при выделении крупных таксономических единиц было бы не только нецелесообразно, но и неправильно. А между тем именно к этому призывают автор статьи и некоторые другие сторонники «чисто фитоценотического» подхода к классификации растительности. Исходя из того, что для фитоценозов, в отличие от «открытых группировок», специфично наличие взаимоотношений (а по Норину, и наличие объединяющего растительного начала — всеобщего эдификатора), эти фитоценологи предлагают классифицировать фитоценозы непосредственно по характеру взаимоотношений между компонентами фитоценоза (Норин — по наличию или отсутствию общего или частичного эдификатора и т. д.); критерий же состава экобиоморф квалифицируется как нефитоценотический или «не строго фитоценотический». Для этой точки зрения характерен отрыв взаимоотношений от того, что взаимоотносится, отвлечение от «действующих лиц». Между тем всякий фитоценоз представляет собой материальную систему и таковая может и должна оцениваться и с точки зрения состава (флористический подход, представленный в нашем отделе работами В. И. Василевича), и как ти[п] системы. Принципиально важным моментом при классификации является переход от состава видов (родов) к составу экобиоморф, что для тундровых фитоценозов, в частности, нередко принято делать на уровне формаций; это позволяет сравнивать сообщества, не имеющие ни одного общего вида, что при чисто флористическом подходе является неразрешимой задачей. Но даже самую абстрактную модель фитоценоза нельзя построить, не вводя в систему минимального количества взаимодействующих единиц с определенными параметрами и свойствами, изоморфными таковым у их живых прототипов в реальных фитоценозах (в том числе размеры, от которых зависит сфера воздействия особей вида, определенная ритмичность процессов и т. д.); но это же и есть ценотические эквиваленты экобиоморф («ценобиоморфы»), от которых «чистые», рафинированные фитоценологи стремятся избавиться при классификации фитоценозов.

Кроме того (как это сознает и Б. Н. Норин), взаимоотношения компонентов столь многообразны и так трудно поддаются объективному учету, что призыв перейти к классификации фитоценозов на подобной основе в настоящее время носит только декларативный характер; о взаимоотношениях же компонентов мы, как правило, судим по их причине и результату — составу и соотношению компонентов, структуре фитоцено[за]. Уместно вспомнить, что сам подход к классификации по характеру взаимоотношений и другим ценотическим признакам не нов, он применялся у нас (и на тех же северных объектах) Б. Н. Городковым, который к таким трудно учитываемым признакам, как взаимоотношения растений, добавил еще труднее уловимый: происхождение фитоценоза («первично» и «вторично малоярусные группировки» и т. п.). Выделять же «пусты[ни] вообще» (включая аридные и холодные «варианты») как тип растительности предлагали и многие классики (например, Дю Рие), однако сейчас эта точка зрения большинством исследователей оставлена. Точно так же формальный характер носит выделение рядом авторов «редколесий вообще», включая субаридные и гемикриофитные. Вспомним, что каждый фитоценоз («фитоценотически обусловленный») не перестает одновременно быть и экотопически обусловленной группировкой и как таковая он должен оцениваться и с этой точки зрения. Всякая попытка отвлечься от экологизма (а таковой является и классификация только по биоморфам) приводит к построению абстрактных моделей, которые безусловно могут быть полезны для уяснения отдельных особенностей функционирования природных систем (каковыми являются фитоценозы), но имеют очень ма[ло]

общего с так называемой естественной классификацией и не способны отразить и объяснить реально наблюдаемое богатство и многообразие конкретных фитоценозов.

Предлагаемые автором статьи модели «зональных» типов растительного покрова (типов пространственных группировок) относятся к той же категории абстрактных моделей; но к тому же эти модели остались недостроенными: в них отсутствуют характеристики «типов растительности» (по Б. Н. Норину) — понятия, о котором из статьи нельзя вынести определенного суждения. Неясно даже их число — только два (по Х. Х. Трассу, моносинузиальный и полисинузиальный) или же даже в пределах тундровой зоны имеется много моносинузиальных типов растительности (стр. 1557). Не дав характеристики «типов растительности», т. е. тех элементов, из которых складываются «типы растительного покрова», автор статьи тем самым как бы ушел от необходимости ввести в эти характеристики экобиоморфы или какие-либо эквивалентные единицы. Но зато в его построениях остаются необъясненными отличия, скажем, тундрового типа от лесного (их и нельзя понять, отвлекаясь от того факта, что в тундре не растут деревья!), а сами его типы растительного покрова, такие, как полярно-пустынный и тундровый, в общем применимы соответственно и к аридным пустыням и степям, т. е. к «фитоценотическим образованиям», несомненно глубоко несходным с ними по массе признаков, включая и характер взаимоотношений их компонентов. Известный же параллелизм объясняется тем, что в обоих случаях (фригидном и аридном) мы наблюдаем стадии перестройки растительного покрова при изменении условий в сторону предельных для растительной жизни. Автор статьи предупреждает нас, что его система не рассчитана на сравнение с южными типами, что она построена только на северном материале. Но сравнение с южными зонами все же полезно и поучительно, так как оно показывает, что северные типы охарактеризованы пока недостаточно для того, чтобы отразить специфику именно северного, полярного ряда перестройки растительного покрова, что систему необходимо достраивать. . . прежде всего путем введения экобиоморф или их ценотических эквивалентов.

Обращает на себя внимание и то обстоятельство, что, применив особый критерий, Б. Н. пришел к признанию тех же зональных типов растительности, что и его предшественники.

Подводя итоги, можно сказать, что опубликование статьи Б. Н. Норина в «Ботаническом журнале» было полезным, так как оно явилось импульсом для дискуссии. Некоторые подходы и рассуждения автора представляют интерес, хотя конкретные его предложения по уточнению понятий и по классификации не могут быть приняты. По существу же автор статьи показал (от противного), что «чисто фитоценотический» подход к классификации растительных группировок (по взаимоотношениям компонентов, игнорируя экобиоморфы или эквивалентные единицы) теоретически не обоснован и не может дать полноценные единицы для классификации.

Д. Н. Сабуров отметил, что статья Б. Н. Норина является изложением ряда гипотез, возникших у автора в результате многолетних работ на лесотундровом стационаре в районе станции Сивая Маска (Коми АССР).

Б. Н. в своей работе предпринял попытку взглянуть на растительность с несколько иной точки зрения, чем общепринятая, с точки зрения «самоорганизации группировок растений», находящей внешнее выражение в их вертикальной и горизонтальной структуре. Это по сути дела «биосоциологический» подход в смысле Пачоского. Если геоботаника изучает как взаимовлияния между растениями, так и связь растительности с прямодействующими факторами среды, то объектом «биосоциологических» исследований являются только взаимовлияния растений и обусловленная ими структура растительного покрова; условия среды, флористический состав, экология видов принимаются во внимание, но учитываются как фон, на котором проходят биосоциологические процессы.

Биосоциологическое изучение растительности является одним из разделов геоботаники и имеет дело с одной из характеристик фитоценозов.

Из основных положений фитосоциологии, отнюдь не являющихся новыми ни в русской, ни в зарубежной науке, Б. Н. Норин делает ряд логически стройных заключений о самостоятельности синузий, о роли эдификаторов, о подразделении растительных группировок на ассоциации, агломерации и т. д. Часть этих заключений Норина только что была опровергнута его критиками с неменьшей логической убедительностью. Однако логичность рассуждений является необходимым, но отнюдь не достаточным аргументом в научной дискуссии. Без достаточного количества фактов взгляды Норина невозможно ни доказать, ни опровергнуть.

Возможно, одним из путей доказательства (или опровержения) положений, высказанных в обсуждаемой статье, мог бы быть путь выявления сопряженностей как между видами, так и между видами и факторами среды в растительных группировках различной структуры как в пределах структурных элементов фитоценоза, так и между структурными элементами.

Несомненно интересно также выделение Нориным «типов растительного покрова» Арктики и Субарктики. Однако «тип растительного покрова» в понимании Норина скорее является типом микрокомплексности растительного покрова.

Следует отметить несомненную пользу дискуссии о статье Норина. В ходе дискуссии были высказаны и весьма оригинальные взгляды по актуальным проблемам геоботаники, фитоценологии, ботанической географии. Ряд положений Норина был объектом оживленной товарищеской критики. Все это поможет ему с наибольшей глубиной и полнотой обобщить и систематизировать огромный фактический материал лесотундрового стационара, что, возможно, приведет к ряду интересных теоретических выводов.

В. П. Василевич. Подход, который развивает Б. Н. Норин для выделения типов растительности, по-видимому, является весьма перспективным. Насколько мне известно, это первая попытка использовать системный подход для выделения высших таксономических единиц растительности. Мы обычно выделяли типы растительности по жизненной форме эдификаторов или эдификаторных синузий. Против этого принципа можно выдвинуть два возражения: во-первых, последовательное его применение приводит к тому, что наряду с типами растительности, имеющими широкое географическое распространение и ясно выраженную экологическую специфику, выделяются типы, играющие незначительную роль в растительном покрове и не имеющие своего экологического «лица». Примерами последних могут служить выделенные Ю. Д. Цинзерлингом на болотах лишайниковый и печеночный типы растительности. Во-вторых, жизненная форма эдификатора, строго говоря, не является фитоценотическим признаком.

Никто из геоботаников, за исключением крайних сторонников концепции континуума, не сомневается в том, что фитоценоз не является лишь суммой составляющих его видов, а представляет собой образование, обладающее целым рядом специфичных свойств. В таком случае наиболее правильно и использовать при классификации сообществ именно эти специфические свойства, а не характеристики отдельных компонентов сообществ. В связи с этим предложенный Нориным принцип выделения высших таксономических единиц представляет большой интерес. Действительно, исходя из наших классических представлений о фитоценозе, характер взаимоотношений между его компонентами (отдельными видами и синузиями) является самым существенным свойством фитоценоза. Отсюда не только правомочно, но и необходимо использовать именно это свойство для разделения растительных сообществ на наиболее широкие категории.

Конечно, если широко и последовательно использовать этот принцип, то мы получим совершенно иные таксономические единицы по сравнению с теми, что мы выделяем сейчас. Кстати, большинство типов растительности тогда не будет иметь зональной приуроченности. Вполне вероятно, что один и тот же тип будет в равной мере свойствен и пустыням и тундрам. Но это одно из достоинств новой системы, так как будут установлены чисто фитоценотические типы, при выделении которых не учитывались географические факторы. Может показаться парадоксальным, но именно независимость их от географических условий и дает нам возможность более глубоко исследовать связь растительности с географической средой, так как только раздельное изучение и выделение объектов дает основание для дальнейшего сопоставления типов растительности и физико-географической зональности.

Я не хочу подробно останавливаться на конкретном воплощении этого принципа в работе Б. Н. Норина, так как оценить, насколько удачны предложенные им критерии, можно будет лишь после длительной проверки. И не в этом основная заслуга автора обсуждаемой статьи. Важно то, что он сумел предложить принципиально иной подход. Дальнейшая же работа в этом направлении — наша общая задача.

По-видимому, структурный подход и использование структурных признаков для выделения таксономических единиц любого ранга будут играть очень важную роль в геоботанике. Необходимость в этом чувствуется и сейчас. Нам важно знать не только то, из чего состоят растительные сообщества, но и как взаимосвязаны его компоненты. Объединяя в один таксон сообщества, сходные по строению, но не по видовому составу, мы исследуем растительность под иным углом зрения, получаем принципиально иную информацию. Действительно, при этом мы в какой-то мере отвлекаемся от материального состава таких систем, и они выглядят гораздо более абстрактными. Но это не формализм, а обычный метод научного исследования, который к тому же ценен тем, что позволяет сравнивать наши объекты с объектами других, и даже очень далеких наук, что может только обогатить геоботанику.

Мне кажется не вполне удачным широкое использование Б. Н. Нориным синузий в качестве компонентов, из которых строится фитоценоз. Если считать фитоценоз объединением синузий, то все же необходимо показать, что они являются гораздо более целостными образованиями, чем фитоценоз, что взаимоотношения осуществляются в основном между этими компонентами, а не между отдельными растениями. Пока это никем не доказано, и в связи с этим естественность синузий остается под вопросом.

Норин пришел к тому, что лишь небольшая часть растительных группировок имеет право называться фитоценозами. Это положение вызвало очень резкие возражения, но, по-моему, это лишь логическое следствие из общепринятого определения фитоценоза. Действительно, если фитоценоз есть сочетание растений, организованное взаимоотношениями между ними, то далеко не всякая растительная группировка является фитоценозом. По-видимому, мы сильно переоцениваем эдификаторные способности многих видов, и во многих сообществах экотопический отбор преобладает над фитоценотическим. Это и дало основание Б. М. Миркину (1967) говорить о биогеоценозах и геобиоценозах. Лишь в первых взаимоотношения между растениями играют ведущую роль, а характерны они в основном для лесных группировок.

К сожалению, наше понимание фитоценоза не соответствует его определению, и поэтому последовательное использование этого определения приводит к совершенно неожиданным результатам. В аналогичном положении оказался и В. С. Ипатов (1966), который, исходя из общепринятого определения фитоценоза, пришел к понятию о ценоячейке, которая во многом соответствует определению фитоценоза, но имеет мало общего с тем, что мы под ним понимаем. Все это говорит о том, что само определение фитоценоза не соответствует тому уровню знаний, который мы имеем в настоящее время. В ближайшее время этот разнобой может еще больше возрасти и стать серьезным тормозом в развитии геоботаники, так как необходимость и интерес к теоретическим исследованиям в фитоценологии постоянно увеличиваются.

Те типы растительности, которые выделяет Норин, настолько не соответствуют выделяемым по жизненным формам, что некоторые предлагают называть их как-то иначе. Дело, конечно, не в терминах. Нужно лишь согласиться с тем, что может быть несколько равноправных систем высших таксономических единиц растительности.

Рассматриваемая статья ценна и интересна тем, что в ней выдвигается совершенно новый подход к наиболее широким единицам растительности. Этот вопрос настолько сложен и неразработан, что в одной статье его полностью не рассмотреть. Кроме того, нужно большое число работ для доказательства целого ряда положений, затронутых в статье. А о том, что эти положения действительно важны и интересны, свидетельствует сам факт организации дискуссии.

В. Д. Александрова. В статье автор поднимает ряд принципиальных вопросов, имеющих большое значение для теории фитоценологии. В своем выступлении я коснусь трех из затронутых автором вопросов: 1) о выделении типов растительности на основе жизненной формы эдификаторов растительных сообществ, 2) об объеме и объекте фитоценологии и геоботаники и 3) о различии понятий «растительность» и «растительный покров».

В вопросе о выделении типов растительности по биоморфе эдификатора господствующей синузии нельзя не согласиться с критическими замечаниями автора. Он совершенно прав, говоря, что «при выделении типа растительности по биоморфе эдификатора господствующей синузии часто в качестве исходной предпосылки фактически принимается не жизненная форма, а комплекс показателей растительного покрова (география, генезис, экология и морфология сообществ). Установление же господствующей жизненной формы производится после того, как тип растительности уже выделен по комплексу признаков, часть из которых даже не поддается более или менее точному определению, т. е. жизненная форма служит лишь для наиболее краткой характеристики типа, но не является первичной основой его выделения». К доводам автора можно добавить следующие соображения. В некоторых случаях (тундры, болота) мы видим полидоминантные сообщества с чрезвычайно пестрым набором эдификаторов, относящихся к разным жизненным формам. Последовательное применение принципа классификации по жизненным формам приводит к формальным построениям, когда на уровне высших рангов нередко разделяются сообщества, весьма близкие экологически и по флористическому составу, и, напротив, объединяются сообщества по этим же признакам мало сходные. В других случаях растения, относимые к одной и той же жизненной форме, столь различны по своей экологии и генезису, что формально выделенные типы растительности оказываются конгломератом сообществ совершенно разнородных в флористическом, экологическом и генетическом отношениях. Для примера возьмем «кустарниковый тип растительности», выделявшийся в разное время разными авторами. Правомочность выделения такого типа растительности в последнее время категорически была подчеркнута А. П. Шенниковым. Однако согласившись с возможностью выделения этого типа растительности, мы будем вынуждены отнести к нему и тундровые кустарники, и «скрабы», и «маквисы», и заросли антарктических кустарников из *Notofagus*, и другие сообщества с преобладанием кустарников, столь различные по своей природе, генезису, флористическому составу, флорогенетическим связям, экологии, что формализм и искусственность подобного объединения будут совершенно очевидны. Подобно тому как при выделении ассоциации не выдерживает критики последовательное применение принципа выделения по доминантам, так и при выделении таксонов высшего ранга не удается последовательно, для всех случаев, применить принцип выделения типов растительности по жизненной форме эдификаторов. Как при выделении ассоциаций более универсальное значение имеет критерий характерных (в смысле Т. И. Исаченко и Е. И. Рачковской, 1961), т. е. детерминантных видов, так и при выделении типов растительности аналогичное значение, видимо, имеет критерий характерной (т. е. детерминантной) синузии.

Также правильно автор ставит вопрос об объеме и объекте фитоценологии и геоботаники. Нужно отметить, что с тенденцией употреблять термин «геоботаника» в качестве синонима фитоценологии вряд ли можно согласиться. Термин «геоботаника» со времени его зарождения всегда употреблялся для обозначения более широкого круга знаний, чем собственно фитоценология. Более широким кругом вопросов по сравнению с вопросами собственно фитоценотическими занимается и геоботаника сегодняшнего дня. Как справедливо отмечает В. Б. Сочава, геоботаника, так же как геохимия, геофизика и т. п., относится к числу наук, находящихся на границе различных областей знания. Развитие этих наук помогает находить каузальные связи там, где методы наук, охватывающих более ограниченные области, не дают возможности это сделать. Объектом геоботаники следует считать растительный покров, изучаемый как компонент ландшафтной оболочки Земли или фитогеосферы и в связи с этой задачей рассматриваемый не только в фитоценологическом, но (при разрешении ряда вопросов) и во флористическом аспекте. Такое определение геоботаники совпадает с содержанием, которое вкладывал в этот термин Л. Г. Раменский.

Норин поднимает вопрос о необходимости различать понятия «растительность» как совокупность фитоценотически ассоциированных группировок и «растительный покров» как совокупность территориальных образований. Может встретить возражение употребляемая им терминология, поскольку слова «растительность» и «раститель-

ный покров» чаще всего считаются синонимами; однако следует напомнить, что еще в 1918 г. Гамс обосновал два подхода к выделению единиц в растительном покрове. Он различал единицы «синэкологические» (или «синузиологические») и единицы топографические, причем именно для последних он предложил термин фитоценоз. Надо подчеркнуть, что оба типа единиц (как синузии, так и фитоценозы) он называл растительными сообществами (Pflanzengesellschaften). Л. Г. Раменский также делал подобное различие, употребляя выражение «территориальные» единицы. Такое разграничение понятий полезно, так как оно позволяет более четко поставить задачи выделения топографических (территориальных) единиц, т. е. фитоценозов, в смысле Гамса (и Сукачева), комплексов, сочетаний и других при геоботаническом картографировании, классификации растительности, разработке прикладной типологии единиц растительного покрова для разных целей и т. п.

Я не могу согласиться с предложенным Нориным конкретным решением задачи о характеристике зональных типов растительного покрова Арктики и Субарктики, так как он недостаточно учитывает эдификаторную роль мохового покрова в тундре и сомкнутость корневых систем, наблюдающуюся в тундровых фитоценозах, что позволяет утверждать о наличии ассоциированности синузий в тундрах. Вместе с тем благодаря важности поднятых автором вопросов статья Б. Н. Норина интересна и полезна. Следует приветствовать, что редакция «Ботанического журнала» осуществляет публикацию подобного рода статей.

Н. В. Матвеева. Б. Н. Норин начинает свою статью с мысли, которая должна бы быть ведущей в его работе, что нельзя произвольно менять содержание таких понятий, как эдификатор, синузия, фитоценоз и другие в зависимости от частных результатов и целей. Но это справедливое требование сразу нарушается самим автором; хотя понятие синузии трактуется по-разному в различных работах, все же в преобладающем большинстве случаев синузия рассматривается как структурная часть фитоценоза. И рассматривать синузию как независимую растительную группировку, что делает автор, по-видимому, не стоит.

Определение синузии, приводимое Нориным, не достаточно четкое и ясное, оно не дает возможности практически выделять синузии в природе. Так, в частности, ответа на вопрос, является ли моховой покров синузией или группой синузий, определение Норина не дает. Такие расплывчатые понятия, как «синузии могут быть одно- и многовидовыми», «синузии — относительно однородные группировки», не позволяют выделить основные (главные) признаки синузий.

Одним из основных критериев для выделения фитоценозов автор считает наличие в сообществах видов-эдификаторов. Встает вопрос, насколько правомерно говорить об отсутствии эдификаторов в тундре: существуют ли какие-либо конкретные данные по эдификаторной роли отдельных видов? Например, моховой покров в тундре как раз обладает теми свойствами, которые автор признает за эдификаторами: изменяет среду, влияя на распределение влаги, тепла, уровня мерзлоты; ограничивает возможность развития новых видов. В массе выделявшихся ранее и ныне фитоценозов ярковыраженные, очевидные эдификаторы — явление довольно редкое. За исключением еловых, пихтовых, грабовых и некоторых других сообществ, в абсолютном большинстве случаев мы имеем дело не с эдификаторами, а с доминантами. Следуя концепции автора, уже сосновые леса нельзя считать фитоценозами, то же самое придется сказать и в отношении богатых полидоминантных лугов.

В подавляющем большинстве случаев именно экотоп, а не отдельная эдификаторная синузия формирует состав и строение фитоценозов. Частный случай сильной роли одного вида или группы видов Норин возводит в абсолют, но в природе такие случаи являются скорее исключением, нежели правилом. Взаимоотношения видов и их взаимовлияния еще никем не измерены с такой степенью точности, чтобы можно было говорить с полной ответственностью о том, что в одних группировках они есть, а в других нет, в одних группировках они существенны, в других несущественны. Особенно это касается тундровых сообществ.

Следует сказать о формальном отношении к определениям. Как правило, вначале в умах исследователей возникают какие-либо определенные ассоциации по поводу того или иного явления природы, затем этому явлению дается определение, которое, естественно, бывает у́же понятия. Впоследствии часто явления начинают рассматриваться и классифицироваться в зависимости от того, подходят ли они под данное определение, в то время как во многих случаях целесообразнее было бы расширить и конкретизировать само определение. В статье Б. Н. Норина мы имеем аналогичный случай. В этом случае, по-видимому, следует уточнять определения, а также создавать морфологическую классификацию фитоценозов, в результате чего последние смогут быть дифференцированы на открытые и закрытые, насыщенные и ненасыщенные, простые и сложные, мозаичные, комплексные и комбинированные, устойчивые и неустойчивые и т. д.

Б. А. Тихомиров. Статья Б. Н. Норина полезна тем, что поднимает много важных теоретических вопросов. Крупный и принципиальный недостаток статьи — то, что широкие обобщения автора основаны на материалах, характеризующих лишь некоторые зоны. Рассмотрение автором уже существующих концепций с узко фитоценологических позиций приводит его к отрицанию этих концепций, однако предлагаемые им замены вряд ли могут удовлетворить геоботаников. Узость подхода может лишь обеднить наши представления о живой природе. Крупным недостатком статьи является также отсутствие в ней подробного анализа существующих и высказанных ранее взглядов по проблемам, о которых пишет Норин. Мы не имеем права игнорировать все

то, что в этой области сделали такие крупные ученые, как Цинзерлинг, Лесков, Городков и многие другие. Это вопрос не только научной методики, но и научной этики.

Выступивший с ответным словом **Б. Н. Норин** отметил, что точки зрения его оппонентов необходимо тщательно рассмотреть и ответить им по существу. Естественно, что для этого потребуется время. Норин настаивал на необходимости выделения единиц растительности прежде всего по характеру взаимоотношений растений, считая такой подход единственно правильным.[1]

Прошедшее обсуждение выявило большую заинтересованность геоботаников различных профилей в разработке вопросов теории. Все участники дискуссии единодушно высказались за расширение теоретических исследований. Вместе с тем дискуссия показала, что к переоценке старых концепций в связи с появлением новых методов исследований и накоплением нового фактического материала нужно подходить с известной осторожностью, что плодотворная разработка новых научных теорий возможна лишь на основе всестороннего анализа и объективной оценки всей научной информации, накопившейся за все время существования геоботаники как науки.

В. В. Петровский и *Н. В. Матвеева.*

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР.
Ленинград.

(Получено 18 XII 1967).

УДК 006.3 : 581.526.42(571.6)

СОВЕЩАНИЕ ПО ИЗУЧЕНИЮ ЛЕСОВ ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА (г. ВЛАДИВОСТОК, 21—28 АВГУСТА 1967 г.)

I. A. GRUDZINSKAJA. A CONFERENCE DEVOTED TO THE EXPLORATION OF THE FORESTS OF THE SOVIET FAR EAST HELD AT VLADIVOSTOK ON AUGUST 21—28, 1967

Совещание по изучению лесов Дальнего Востока было организовано Биолого-почвенным институтом (г. Владивосток) Дальневосточного филиала Сибирского отделения АН СССР. Активное участие в нем приняли научные учреждения Сибирского отделения АН СССР, особенно сотрудники Института леса и древесины, Приморское краевое управление лесного хозяйства, работники лесхозов, Дальневосточный научно-исследовательский институт лесного хозяйства (ДальНИИЛХ) и другие научно-исследовательские институты Дальнего Востока, а также сотрудники научных учреждений Уральского филиала АН СССР, Уральского (г. Свердловск) и Дальневосточного (г. Владивосток) университетов, Зоологического института АН Казахской ССР, научных учреждений Москвы, Ленинграда, ряда союзных республик и другие, всего более 200 человек.

Это совещание, посвященное 50-летию Великой Октябрьской социалистической революции, отразило достижения лесной науки на Дальнем Востоке и наметило перспективы ее развития. На обсуждение были вынесены все основные проблемы исследования дальневосточных лесов: вопросы организации и планирования лесной науки и хозяйства; классификация лесов, их развитие и строение, охрана и защита; использование лесов, их мелиорация и возобновление; лесовосстановление и лесоразведение; гидроклиматическое значение леса, биогеоценотические исследования, вопросы экологии, физиологии и анатомии древесных пород.

Проблемам развития лесной науки и хозяйства на Дальнем Востоке были посвящены выступления секретаря Приморского крайкома КПСС В. Ф. Авченко, начальника Приморского управления лесного хозяйства И. Т. Гавренкова, рефераты докладов В. А. Коршунова, Н. И. Кречетова и А. С. Шейнгауза.[2]

Итоги работ научно-исследовательских учреждений в области лесной науки были представлены в совместном докладе сотрудников Отдела леса Биолого-почвенного института (В. А. Розенберг и Ю. И. Манько) и ДальНИИЛХа (А. С. Агеенко, К. П. Соловьев, В. Т. Чумин). В докладе были показаны большие достижения дальневосточных лесоводов во всех разделах лесной науки, планомерное увеличение объема и разносторонность проводимых исследований.

Одним из наиболее крупных достижений является развитие оригинального направления в лесной типологии, получившего признание и в других районах страны. Типология лесов Дальнего Востока была отражена в докладах Б. П. Колесникова (общие вопросы, принципы классификации), В. А. Розенберга (хвойные леса), Н. Г. Васильева (пойменные лиственные леса), в реферате доклада Ю. А. Дорониной (темнохвойные леса́ бассейна р. Уды) и др.

Основные закономерности изменения лесов с возрастом отметили В. А. Розенберг, Ю. И. Манько и Н. Г. Васильев в докладе «Особенности возрастного развития древо-

---

[1] Ответ Б. Н. Норина будет опубликован в одном из ближайших номеров Ботанического журнала. — *Прим. ред.*

[2] Рефераты этих докладов были опубликованы в специальном сборнике «Итоги изучения лесов Дальнего Востока» (1967).

стоев в основных лесных формациях Приморья и Приамурья». Эта же тема была затронута в докладах А. С. Шейнгауза (смешанные леса) и рефератах докладов Е. К. Козина (пихтово-еловые леса), С. Н. Моисеенко (кедровые леса), С. Н. Моисеенко и В. Н. Цыбукова (лиственничные леса) и др.

Изучению особенностей роста и строения древесного яруса естественных насаждений было посвящено выступление И. Г. Дуплищева и реферат доклада Ч. С. Зархина.

Доклады о реконструкции лесов Дальнего Востока, их естественном и искусственном возобновлении и о лесных культурах представили Ю. И. Манько и В. П. Ворошилов, Е. Н. Литвинцев, Б. С. Петропавловский, В. Н. Романов, Д. А. Куваев и И. В. Юров, Ю. П. Зубов, Н. В. Двужилина, А. К. Крохалев, М. П. Пулинец, В. Ф. Салата, В. Н. Юхно и В. Ф. Воробьев. Эти же вопросы отразили и многие рефераты докладов.

Рубкам главного пользования был посвящен совместный доклад главного инженера Приморского управления лесного хозяйства Д. П. Галицкого и сотрудников Биолого-почвенного института (В. А. Розенберг, Ю. И. Манько и Н. Г. Васильев). Неоднократно подчеркивая большое защитное значение дальневосточных горных лесов, авторы рекомендуют основным способом рубок считать выборочные рубки в лесах первой группы и в остальных группах лесов на склонах более 20°.

С докладом о гидроклиматической роли основных лесных формаций южного Приморья и Приамурья выступил В. И. Таранков, изложивший результаты исследований возглавляемого им коллектива. На принципах определения оптимальной лесистости (в связи с гидрологическим режимом) остановилась Р. В. Опритова. О роли водоохранных лесных полос Дальнего Востока сообщил Е. П. Гончаров. Были заслушаны также доклады о гидрологическом значении лесов Сахалина (А. П. Клинцов), юга Магаданской области (И. И. Котляров) и др.

Лесное почвоведение было представлено докладом С. В. Зонна, сообщившего об особенностях генезиса бурых лесных почв, и рядом других интересных прореферированных докладов.

Очень много докладов было посвящено защите леса; особенно многочисленны и разносторонни были сообщения энтомологов. Здесь следует отметить доклады, в которых подводились итоги и намечались задачи дальнейших исследований (А. И. Куренцов и Л. В. Любарский, Л. В. Любарский и В. И. Наконечный, Л. А. Ивлиев и др.).

Методическое значение имел доклад Е. С. Петренко, сообщившего о значении эколого-географических факторов в системах лесозащитных мероприятий. О связи между изменением численности насекомых и особенностями развития их популяций говорилось в докладе А. С. Копинова, Л. В. Чернышевой и А. М. Михайловой, а также в реферате Ю. П. Кондакова, Р. И. Земковой и О. И. Накрохиной. Следует отметить доклады о лесной энтомофауне отдельных районов (Г. О. Криволуцкая), энтомовредителях отдельных древесных пород (И. А. Костин и рефераты докладов Г. П. Журавлева, А. И. Купянской, З. А. Коноваловой, Л. А. Ивлиева и Д. Г. Кононова, Е. М. Сичилиной). Ряд докладов, в том числе и прореферированных, был посвящен энтомофагам, их роли в регуляции численности вредителей леса и применимости для биологического метода борьбы с вредными насекомыми (Л. В. Любарский и В. И. Наконечный, В. И. Наконечный, Г. И. Юрченко, В. М. Яновский, В. П. Михальцов, А. Б. Гукасян, В. Л. Бобкова, Л. И. Крепкис, Г. М. Иванов, А. И. Машанов).

Значительно меньше было сообщений о грибных заболеваниях древесных пород (В. Г. Новохатка и рефераты докладов Н. М. Пашкова и Л. П. Челышева).

Значение лесных пожаров и их роль в сукцессиях биоценозов отмечены в рефератах докладов А. И. Куренцова, Г. Э. Куренцовой, А. М. Стародумова и Н. Р. Шеметова.

Доклады по экологии, физиологии и анатомии древесных пород были посвящены в основном хвойным. Здесь рассматривались особенности водного, азотного и углеводного обмена и их изменения под влиянием тех или иных факторов (Е. И. Калиниченко, Н. Е. Судачкова и Г. В. Осетрова, Г. И. Гирс и Л. Н. Каверзина, Г. М. Голомазова и др.), динамика плодоношения (Т. Ф. Емолкина), морфолого-анатомические особенности хвои и древесины у подроста хвойных пород в разных условиях среды (Г. И. Ворошилова), физиологические особенности семян у лиственных и хвойных пород Дальнего Востока (Н. В. Кречетова).

Интересные результаты комплексных биометрических исследований процессов жизнедеятельности (фотосинтеза, дыхания, транспирации и пр.) у подроста хвойных доложил В. Д. Чернышев.

Ряд сообщений и рефератов был посвящен изучению отдельных компонентов лесных биоценозов. Об итогах изучения грибов в лесах Дальнего Востока рассказали Л. Н. Васильева и М. М. Назарова, о позвоночных животных и их роли в возобновлении древесных пород — Г. Ф. Бромлей, В. А. Костенко и М. В. Охотина, П. Ф. Грибков. Был представлен ряд рефератов об экологии и особенностях распространения древесных и кустарниковых пород Дальнего Востока (Я. Т. Чащин, А. А. Чащухина), об интродукции их в районы Средней Сибири (Е. Н. Протопопова) и естественной гибридизации (Л. И. Милютин), о площадях выявления кустарникового и травянистого ярусов (А. А. Бабурин) и пр.

Некоторые участники совещания, работающие за пределами Дальнего Востока, поделились опытом работы в лесах иных географических районов (доклады П. Н. Львова, И. И. Молоткова, А. И. Бузыкина и рефераты Ф. В. Степанова, И. Т. Попова, М. А. Проскурякова, А. В. Смирнова и А. Мартыновой, Р. С. Зубаревой, В. И. Маковского и З. И. Спинельниковой и др.) или сделали сообщения, имеющие

методическое значение в лесоводственных исследованиях (И. В. Семечкин, Е. М. Фильрозе, Е. П. Смолоногов и др.).

Следует отметить, что совещание проходило в атмосфере взаимопонимания и тесного контакта работников науки и производства; это характерно и для повседневной работы дальневосточных лесоводов. Мы имеем в виду деловые связи лесных лабораторий Биолого-почвенного института Академии наук с отраслевыми научно-исследовательскими институтами и производственными организациями. Конечно, контакты и координация работ этих учреждений еще далеки от идеала, но они имеются и несомненно будут улучшаться.

После обсуждения докладов были проведены экскурсии, предусмотренные планом работы совещания. Во время экскурсий, очень хорошо организованных, участники совещания имели возможность ознакомиться с основными типами леса южного Приморья, с лесокультурными работами (Уссурийский лесхоз) и деятельностью стационаров Биолого-почвенного института на Горно-таежной станции и в Супутинском заповеднике. На обоих стационарах ведутся комплексные биогеоценотические исследования, в которых принимают участие лесоводы, геоботаники, специалисты по низшим растениям, почвоведы, микробиологи, зоологи (многие из заслушанных докладов были сделаны по работам на этих стационарах). Особенно следует отметить исследования гидроклиматического режима в основных типах леса, экспериментальные работы в области физиологии и экологии основных лесообразующих пород, изучение развития и строения древостоя.

Молодые исследовательские коллективы на стационарах работают успешно и с большим энтузиазмом. Очень усложняет и тормозит их работу недостаток средств, рабочей силы и оборудования. Научным сотрудникам нередко приходится «совмещать профессии». Они сами проектировали и строили здание стационара, изобретали и изготовляли приборы и сложные приспособления для проведения исследований, выполняли обязанности и снабженцев, и рабочих. Несмотря на вынужденную нерациональную трату времени, работники стационаров овладели методикой комплексных исследований и получили хорошие научные результаты. Опубликованные материалы их работ, их научные достижения показывают, что начало биогеоценотическому исследованию лесов Дальнего Востока положено, впереди — разработка и усовершенствование методики, расширение и углубление исследований.

Участники совещания единогласно приняли резолюцию, в которой перед лесной наукой Дальнего Востока были поставлены следующие задачи.

1. Комплексное стационарное изучение природы леса, направленное на познание сложных процессов во взаимоотношениях между компонентами лесных биогеоценозов и выявление круговорота вещества и энергии в них как научной основы его рационального использования и повышения продуктивности.

2. Установление показателей водоохранной, защитной, санитарно-гигиенической и климатической роли различных лесных формаций. Обоснование оптимальной лесистости в пределах отдельных районов и наиболее целесообразного размещения лесов по территории; разработка принципов разделения лесов по их водоохранно-защитной значимости и обоснование лесоводственных мероприятий по усилению их водоохранно-защитной роли.

3. Углубленное изучение строения и развития смешанных разновозрастных лесов, развитие и совершенствование теоретических основ их таксации.

4. Разработка биологических экономически обоснованных мероприятий по использованию и воспроизводству лесных ресурсов.

Отмечены также и более конкретные ближайшие задачи, из которых укажем следующие.

1. Завершение лесоводственно-типологической характеристики лесов всей территории Дальнего Востока, особенно его северных районов, и создание монографий и сводок по отдельным районам и лесным формациям.

2. Разработка региональных классификаций типов леса и комплекса мероприятий по ведению лесного хозяйства на типологической основе, включая способы рубок, а также детальное лесорастительное, лесоэкономическое и другие виды районирования, дальнейшее совершенствование методов учета и прогнозирования массового размножения наиболее опасных вредителей леса, изыскание наиболее эффективных, в том числе и биологических, способов борьбы с вредными насекомыми, грибными болезнями и пр.

3. Дальнейшее широкое развитие исследований по дендрофизиологии, лесному почвоведению, лесной селекции и семеноводству с целью внедрения быстро растущих древесных пород, изучение эколого-фитоценотических связей и межвидовых отношений в сложных многопородных лесах Дальнего Востока; разработка биологических основ применения гербицидов и арборицидов, зооцидов и репеллентов в лесном хозяйстве.

Обзор итогов изучения лесов Дальнего Востока еще раз со всей очевидностью показал, что здесь возникло и развилось оригинальное научное направление, с полным правом называемое Дальневосточной лесной научной школой. Созданию ее способствовала преемственность идей, выдвинутых более 100 лет тому назад А. Ф. Будищевым, получивших развитие в работах Б. А. Ивашкевича и А. А. Строгого, творчески разрабатываемых в настоящее время Б. П. Колесниковым. Эти идеи успешно претворяются в жизнь коллективом отдела леса Биолого-почвенного института, ДальНИИЛХа и другими.

На совещании было четко показано, насколько обширен и сложен объект исследования — леса Дальнего Востока, — как велик общий объем исследований, необходимых для решения поставленных задач. В связи с этим снова возник вопрос об орга-

низации специального института Академии наук — центра лесных и ботанических исследований на Дальнем Востоке.

Леса Дальнего Востока занимают огромную территорию (120.3 млн га),[1] имеют чрезвычайно большое широтное распространение и включают крайне разнообразные формации, связанные с контрастными условиями среды. Большое число видов в древесном и кустарниковом ярусах создает специфику этих лесов, сложных по составу, строению, характеру взаимоотношений и сменам пород. В них много ценных реликтовых лесообразующих пород, кустарников и травянистых растений, не встречающихся в СССР в естественном состоянии за пределами Дальнего Востока. Леса эти уникальны и представляют большой интерес в ботанико-географическом отношении. Они являются благодатным, хотя и чрезвычайно трудным объектом для биогеоценотических исследований и разработки приемов рационального ведения хозяйства. Произрастая в основном по горным склонам и долинам рек, дальневосточные леса имеют огромное почвозащитное, противоэрозионное и водоохранное значение. Велика их защитная роль и вследствие того, что они занимают окраинное положение на материке, находятся преимущественно в области муссонного климата и заходят частично в зону вечной мерзлоты.

Все это приводит к выводу, что леса Дальнего Востока требуют особо бережного отношения. Вместе с тем они интенсивно эксплуатируются и имеют большое промышленное значение. Общий запас их древесины оценивается в 12 млрд м^3, ежегодно они дают примерно 20 млн м^3 древесины.

Запланированное на ближайшие годы увеличение темпа развития лесной промышленности Дальнего Востока увеличит потребность в древесине, что создаст угрозу чрезмерного усиления рубок со всеми нежелательными последствиями (увеличение безлесных пространств, ухудшение гидрологического режима, смыв почв и дальнейшее развитие эрозионных процессов, ухудшение климата и пр.). Эта угроза реальна еще и потому, что методы ведения лесного хозяйства были разработаны без учета специфики дальневосточных лесов и непригодны для многопородных, сложных по строению и в основном горных лесов Дальнего Востока.

Процент необлесенных площадей на Дальнем Востоке продолжает неуклонно возрастать. Пагубное воздействие нерационального ведения рубок уже сейчас сказывается в ряде районов. В ближайшем будущем нельзя возлагать большие надежды и на искусственное лесовосстановление: в здешних сложных условиях рельефа оно связано с большими затратами и не может быть столь эффективным, как в равнинных районах. Кроме того, проведение лесокультурных работ на Дальнем Востоке и сейчас наталкивается на большие трудности (не разработана агротехника, нет необходимых орудий и машин, нет достаточных сведений об экологии пород, не хватает посадочного материала, рабочих рук и пр.). Становится очевидным, что необходимость сохранить леса, имеющие столь важное защитное значение, вступает в противоречие с требованиями экономики увеличивать количество вырубаемой древесины. Разрешение этих противоречий возможно лишь при условии наиболее целесообразного использования лесов, т. е. ведения хозяйства на строго научной основе, разработанной специально для дальневосточных лесов.

Разработка научных основ ведения лесного хозяйства является главной задачей, стоящей перед исследователями лесов Дальнего Востока.

Совершенно очевидно, что отдел леса Биолого-почвенного института, в настоящее время являющийся на Дальнем Востоке ведущим коллективом в области работ по изучению леса, слишком мал, не имеет необходимого оборудования и средств для организации и выполнения поставленных задач. Вместе с тем этот коллектив высококвалифицированных опытных и энергичных исследователей способен широко развернуть работы в области леса на высоком научном уровне. Высокой квалификацией обладают и сотрудники других биологических лабораторий этого института, тоже достойные занять ведущее положение в соответствующих исследованиях. Учитывая все это, участники совещания единогласно приняли следующий пункт резолюции: «Просить Президиум Сибирского отделения АН СССР и Президиум АН СССР создать Институт лесоведения и ботаники Дальнего Востока на базе отдела леса и лабораторий: энтомологии, зоологии позвоночных животных, низших растений, геоботаники и систематики растений, заповедников „Супутинский“ и „Кедровая падь“, входящих в настоящее время в состав Биолого-почвенного института».

Хочется верить, что Совет по координации при АН СССР и Научно-методические советы союзных республик поддержат это ходатайство перед Президиумом АН СССР. Организация такого института вполне своевременна, если учесть, насколько велик общий темп развития экономики Дальнего Востока. Кроме того, создание института хоть частично восполнит пробелы в размещении научно-исследовательских учреждений Академии наук: на сравнительно небольшой территории запада европейской части СССР (включая Кавказ) размещено около 10 ботанических институтов и лесных лабораторий, в Средней Азии и Казахстане — 5 ботанических институтов; на огромной территории Сибири — лишь один академический Институт леса и древесины; и территории же Дальнего Востока, простирающейся от субтропиков до Заполярья, Академия наук не имеет ни ботанического, ни лесного института. И это несмотря на то, что Дальний Восток — лесной край, обладающий единственными в своем роде реликтовыми лесными формациями, отличающимися необычайным флористическим богатством и обилием видов древесных пород, которые имеют большое значение не только для местного лесного хозяйства, но и для селекции и интродукции в другие районы СССР. В заключение хотелось бы отметить безукоризненную организацию совещания в отношении регламента, обслуживания его участников, проведения экскурсий и пр.

Участники совещания имели полную возможность ознакомиться со всеми итогами изучения дальневосточных лесов, понять специфику лесов Дальнего Востока и проблемы их исследования.

И. А. Грудзинская.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 10 I 1968).

---

[1] Цифровые данные взяты из реферата доклада Н. И. Кречетова и А. С. Шейнгауза, опубликованного в сборнике «Итоги изучения лесов Дальнего Востока» (1967).

Vol. 53 May, 1968 № 5

BOTANICAL JOURNAL

Published by the Botanical Society of the U. S. S. R.

CONTENTS

СОДЕРЖАНИЕ